Г. Л. БИЛИЧ, В. А. КРЫЖАНОВСКИЙ



ОНИКС

Г.Л. БИЛИЧ, В.А. КРЫЖАНОВСКИЙ

БИОЛОГИЯ



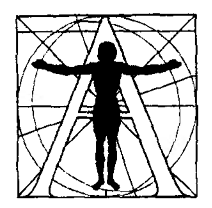
ПОЛНЫЙ КУРС

В трех томах

1

ТОМ

АНАТОМИЯ



МОСКВА
«ОНИКС 21 ВЕК»
2002

УДК 57(075.3)
ББК 28я729
Б 61

Рецензенты:

доктор медицинских наук, профессор,
академик Российской академии естественных наук *Л.Е.Этинген*;
доктор биологических наук, профессор *А.Г.Булычёв*

Авторы:

Билич Габриэль Лазаревич, академик Российской академии естественных наук, вице-президент Национальной академии ювенологии, академик Международной академии наук, доктор медицинских наук, профессор, директор Северо-Западного филиала Восточно-Европейского института психоанализа. Автор 306 опубликованных научных работ, в том числе 8 учебников, 14 учебных пособий, 8 монографий.

Крыжановский Валерий Анатольевич, кандидат биологических наук, преподаватель Московской медицинской академии им. И.М.Сеченова, автор 39 опубликованных научных работ и двух учебных пособий.

Билич Г. Л., Крыжановский В. А.

Б 61 Биология. Полный курс. В 3-х т. Том 1. Анатомия. — М.: ООО «Издательский дом «ОНИКС 21 век», 2002. — 864 с., ил.

ISBN 5-329-00375-X
ISBN 5-329-00601-5 (Том 1. Анатомия)

Представлены подробные современные данные о строении и жизнедеятельности клеток и тканей, описаны все клеточные компоненты. Рассмотрены основные функции клеток: обмен веществ, включая дыхание, синтетические процессы, клеточное деление (митоз, мейоз). Дано сравнительное описание эукариотической (животной и растительной) и прокариотической клетки, а также вирусов. Подробно рассмотрен фотосинтез. Особое внимание уделено классической и современной генетике. Описано строение тканей. Значительная часть книги посвящена функциональной анатомии человека.

Книга предназначена для учащихся школ с углубленным изучением биологии, абитуриентов и студентов высших учебных заведений, обучающихся по направлениям и специальностям в области медицины, биологии, экологии, ветеринарии, а также для школьных учителей, аспирантов и преподавателей вузов.

УДК 57(075.3)
ББК 28я729

ISBN 5-329-00375-X
ISBN 5-329-00601-5 (Том 1. Анатомия)

Введение

Школьная и вузовская программы по биологии и, соответственно, учебники отстают от стремительно развивающейся науки. Однако требования к абитуриентам и студентам неуклонно растут, и молодой человек, особенно пытливый и талантливый, нуждается в дополнительной литературе, которая соответствовала бы современному состоянию дисциплины. Пока такая литература отсутствует. Авторы пытались восполнить этот пробел и создать книгу, которая будет востребована в XXI веке. Насколько это удалось, предоставляем судить читателю.

Биология – это совокупность наук о живой природе, о строении, функциях, происхождении, развитии, многообразии и распространении организмов и сообществ, их взаимоотношениях и связях с внешней средой. Будучи единой, биология включает два раздела: морфологию и физиологию. Морфология изучает форму и строение живых существ; физиология – жизнедеятельность организмов, процессы, протекающие в их структурных элементах, регуляцию функций. Морфология включает собственно нормальную анатомию (науку о макроскопическом строении организмов, их органов, аппаратов и систем), гистологию (науку о микроскопическом строении тканей и органов) и цитологию (науку, изучающую строение, химический состав, развитие и функции клеток, процессы их воспроизведения, восстановления, адаптации к постоянно меняющимся условиям внешней среды), эмбриологию (науку о развитии организмов). Важный раздел биологии – генетика, наука о наследственности и изменчивости организмов.

Концепция трехтомника «Биология. Полный курс» – изучение биологической структуры на различных иерархических уровнях в тесной связи с выполняемой функцией. Иллюстративный материал (более тысячи оригинальных рисунков, схем и таблиц), который облегчает усвоение материала, подобран исходя из этих соображений.

Авторы считают своим приятным долгом выразить сердечную благодарность за помощь в подготовке рукописи к печати П. И. Куренкову, Г. Г. Галашкиной и Е. Ю. Зигаловой.

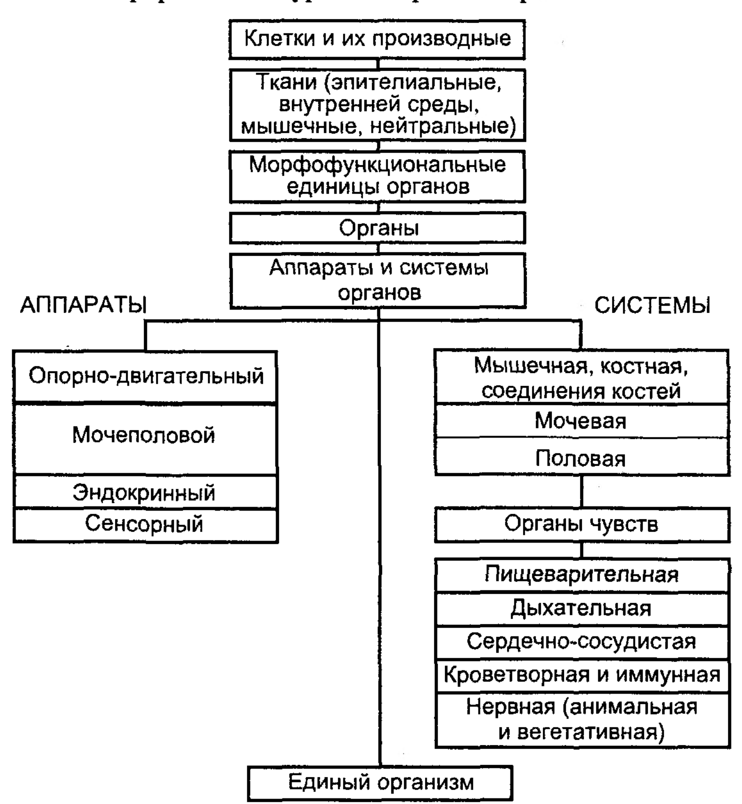
Авторы

КЛЕТКА

В процессе изучения человека его структуры подразделяют на клетки, ткани, морфофункциональные единицы органов, органы, системы и аппараты органов, которые и формируют организм (табл. 1). Однако следует предостеречь читателя от буквального понимания такого деления. Организм един, он может существовать как таковой лишь благодаря своей целостности. Организм целостен, но организован, как и многие сложные системы, по иерархическому принципу. Именно названные структуры и образуют его составляющие элементы.

Таблица 1

Иерархические уровни строения организма



Изучение каждого из уровней организации живого требует своих подходов и методов. ***Первый уровень организации живого – клетки – изучает ветвь биологических наук, именуемая цитологией.***

КЛЕТОЧНАЯ ТЕОРИЯ

Развитие цитологии связано с созданием и усовершенствованием оптических устройств, позволяющих рассмотреть и изучить клетки. В 1609 – 1610 гг. **Галилео Галилей** сконструировал первый микроскоп, однако лишь в 1624 г. он его усовершенствовал так, что им можно было пользоваться. Этот микроскоп увеличивал в 35 – 40 раз. Через год **И. Фабер** дал прибору название «микроскоп».

В 1665 г. **Роберт Гук** впервые увидел в пробке ячейки, которым дал название «cell» – «клетка». В 70-х гг. XVII в. **Марчелло Мальпиги** описал микроскопическое строение некоторых органов растений.

Благодаря усовершенствованию микроскопа **Антоном ван Левенгуком** появилась возможность изучать клетки и детальное строение органов и тканей. В 1696 г. была опубликована его книга «Тайны природы, открытые с помощью совершеннейших микроскопов». Левенгук впервые рассмотрел и описал эритроциты, сперматозоиды, открыл дотоле неведомый и таинственный мир микроорганизмов, которые он назвал инфузориями. Левенгук по праву считается основоположником научной микроскопии.

В 1715 г. **Х.Г. Гертель** впервые использовал зеркало для освещения микроскопических объектов, однако лишь через полтора столетия **Э. Аббе** создал систему осветительных линз для микроскопа. В 1781 г. **Ф. Фонтана** первый увидел и зарисовал животные клетки с их ядрами. В первой половине XIX в. **Ян Пуркинье** усовершенствовал микроскопическую технику, что позволило ему описать клеточное ядро («зародышевый пузырек») и клетки в различных органах животных. Ян Пуркинье впервые употребил термин «протоплазма».

Р. Браун описал ядро как постоянную структуру и предложил термин «nucleus» – «ядро».

В 1838 г. **М. Шлейден** создал теорию цитогенеза (клеткообразования). Его основная заслуга – постановка вопроса о возникновении клеток в организме. Основываясь на работах Шлейдена, **Теодор Шванн** создал клеточную теорию. В 1839 г. была опубликована его бессмертная книга «Микроскопические исследования о соответствии в структуре и росте животных и растений».

Основными исходными положениями **клеточной теории** были следующие:

– все ткани состоят из клеток;

– клетки растений и животных имеют общие принципы строения, так как возникают одинаковыми путями;

– каждая отдельная клетка самостоятельна, а деятельность организма представляет собой сумму жизнедеятельности отдельных клеток.

Большое влияние на дальнейшее развитие клеточной теории оказал **Рудольф Вирхов**. Он не только свел воедино все многочисленные разрозненные факты, но и убедительно показал, что клетки являются постоянной структурой и возникают только путем размножения себе подобных – «каждая клетка из клетки» («omnia cellula e cellulae»).

Во второй половине XIX в. возникло представление о клетке как элементарном организме (**Э. Брюкке**, 1861). В 1874 г. **Ж. Карнуа** ввел понятие «биология клетки», тем самым положив начало цитологии как науки о строении, функции и происхождении клеток.

В 1879 – 1882 гг. **В. Флемминг** описал митоз, в 1883 г. **В. Вальдейер** ввел понятие «хромосомы», через год **О. Гертвиг** и **Э. Страсбургер** одновременно и независимо друг от друга высказали гипотезу о том, что наследственные признаки заключены в ядре. Конец XIX в. ознаменовался открытием фагоцитоза **Ильей Мечниковым** (1892).

В начале XX в. **Р. Гаррисон** и **А. Каррель** разработали методы культивирования клеток в пробирке наподобие одноклеточных организмов.

В 1928 – 1931 гг. **Е. Руска, М. Кнолль и Б. Боррие** сконструировали электронный микроскоп, благодаря которому было описано подлинное строение клетки и открыты многие ранее неизвестные структуры. **А. Клод** в 1929 – 1949 гг. впервые использовал для изучения клеток электронный микроскоп и разработал методы фракционирования клеток с помощью ультрацентрифугирования. Все это позволило по-новому увидеть клетку и интерпретировать собранные сведения.

Клетка является элементарной единицей всего живого, потому что ей присущи все свойства живых организмов: высокоупорядоченное строение, получение энергии извне и ее использование для выполнения работы и поддержания упорядоченности (преодоление энтропии), обмен веществ, активная реакция на раздражения, рост, развитие, размножение, удвоение и передача биологической информации потомкам, регенерация, адаптация к окружающей среде.

Клеточная теория в современной интерпретации включает следующие главные положения:

– *клетка является универсальной элементарной единицей живого;*

– *клетки всех организмов принципиально сходны по своему строению, функции и химическому составу;*

– *клетки размножаются только путем деления исходной клетки;*

– *клетки хранят, перерабатывают и реализуют генетическую информацию;*

– *многоклеточные организмы являются сложными клеточными ансамблями, образующими целостные системы;*

– *именно благодаря деятельности клеток в сложных организмах осуществляются рост, развитие, обмен веществ и энергии.*

В XX в. за открытия в области цитологии и смежных наук были присуждены **Нобелевские премии**. Среди лауреатов были:

– 1906 г. **Камилло Гольджи** и **Сантьяго Рамон-и-Кахаль** за открытия в области структуры нейронов;

– 1908 г. **Илья Мечников** и **Пауль Эрлих** за открытия фагоцитоза (Мечников) и антител (Эрлих);

– 1930 г. **Карл Ландштейнер** за открытие групп крови;

– 1931 г. **Отто Варбург** за открытие природы и механизмов действия дыхательных ферментов цитохромоксидаз;

– 1946 г. **Герман Меллер** за открытие мутаций;

– 1953 г. **Ханс Кребс** за открытие цикла лимонной кислоты;

– 1959 г. **Артур Корнберг и Северо Очоа** за открытие механизмов синтеза ДНК и РНК;

– 1962 г. **Френсис Крик, Морис Уилкинсон** и **Джеймс Уотсон** за открытие молекулярной структуры нуклеиновых кислот и их значения для передачи информации в живых системах;

– 1963 г. **Франсуа Жакоб, Андре Львов** и **Жак Моно** за открытие механизма синтеза белка;

– 1968 г. **Хар Гобинд Корана, Маршалл Ниренберг** и **Роберт Холли** за расшифровку генетического кода и его роли в синтезе белка;

– 1970 г. **Джулиус Аксельрод, Бернард Кац** и **Ульф фон Эйлер** за открытие гуморальных медиаторов нервных окончаний и механизма их хранения, выделения и инактивации;

– 1971 г. **Эрл Сазерленд** за открытие вторичного посредника цАМФ (cAMP) и его роли в механизме действия гормонов;

– 1974 г. **Кристиан де Дюв, Альберт Клод** и **Джордж Паладе** за открытия, касающиеся структурной и функциональной организации клетки (ультраструктура и функция лизосом, комплекса Гольджи, эндоплазматического ретикулума).

ПРОКАРИОТИЧЕСКИЕ И ЭУКАРИОТИЧЕСКИЕ КЛЕТКИ

В настоящее время различают **прокариотические** и **эукариотические организмы.** К первым принадлежат сине-зеленые водоросли, актиномицеты, бактерии, спирохеты, микоплазмы, риккетсии и хламидии, ко вторым – большинство водорослей, грибы и лишайники, растения и животные. В отличие от прокариотической, эукариотическая клетка имеет ядро, ограниченное оболочкой из двух мембран, и большое количество мембранных органелл. Более детальные различия представлены в табл. 2.

ХИМИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ КЛЕТКИ

Из всех элементов периодической системы Д.И. Менделеева в организме человека обнаружено 86 постоянно присутствующих, из них 25 необходимы для нормальной жизнедеятельности, 18 из которых необходимы абсолютно, а 7 полезны. Профессор Д.Р. Вильямс назвал их элементами жизни.

В состав веществ, участвующих в реакциях, связанных с жизнедеятельностью клетки, входят почти все известные химические элементы, причем на долю четырех из них приходится около 98% массы клетки. Это *кислород* (65 – 75%), *углерод* (15 – 18%), *водород* (8 – 10%) и *азот* (1,5 – 3,0%). Остальные элементы подразделяются на две группы: *макроэлементы* (около 1,9%) и *микроэлементы* (около 0,1%). К **макроэлементам** относятся *сера, фосфор, хлор, калий, натрий, магний, кальций* и *железо*, к **микроэлементам** – *цинк, медь, йод, фтор, марганец, селен, кобальт, молибден, стронций, никель, хром, ванадий* и др. Несмотря на очень малое содержание, микроэлементы играют важную роль. Они влияют на обмен веществ. Без них невозможна нормальная жизнедеятельность каждой клетки в отдельности и организма как целого.

Клетка состоит из неорганических и органических веществ. Среди неорганических преобладает *вода*, ее относительное количество составляет от 70 до 80%.

Таблица 2

Характерные признаки прокариотических и эукариотических клеток

Признак	Прокариоты	Эукариоты
Клеточная организация	В основном одноклеточные организмы	В основном многоклеточные организмы с выраженной дифференцировкой клеток и тканей
Размеры клеток	1 – 10 мкм	10 – 100 мкм
Энергетический обмен	Аэробный или анаэробный	Аэробный
Органеллы	Отсутствуют или весьма малочисленные	Многочисленные
Синтез РНК и белка	В цитоплазме	Разделен: синтез и процессинг РНК – в ядре, синтез белка – в цитоплазме
Плазматическая мембрана	Имеется	Имеется
Ядерная оболочка	Отсутствует	Имеется
Хромосомы	Одиночные оголенные структуры, состоящие только из ДНК кольцевой формы	Несколько структур, состоящих из ДНК и белка
Митохондрии	Отсутствуют	Имеются
Цитоплазматическая сеть	Отсутствует	Имеется
Аппарат Гольджи	Отсутствует	Имеется
Рибосомы	Имеются – 70 S	Имеются – 80 S (в цитоплазме), 70 S (в органеллах)
Клеточная стойка	Имеется, состоит из аминосахаров и мурамовой кислоты	Отсутствует у животных клеток, у растительных клеток состоит главным образом из целлюлозы
Капсула	Если имеется, то состоит из мукополисахаридов	Отсутствует
Вакуоли	Отсутствуют	Имеются (особенно у растительных клеток)
Лизосомы	Отсутствуют	Имеются
Фотосинтетический аппарат	Мембраны с хлорофиллом и фикоцианином у сине-зеленых водорослей и с бактериохлорофиллом у некоторых бактерий	Хлоропласты, содержащие хлорофиллы А и В, собранные в стопки (у растений)
Жгутики	Имеются у некоторых видов, но лишены структуры (9 + 2)	Имеются у некоторых видов и обладают структурой (9 + 2)
Ядрышко	Отсутствует	Имеется
Цитоскелет	Отсутствует	Имеется
Амебоидное движение	Отсутствует	Имеется
Ток цитоплазмы	Отсутствует	Самостоятельный
Эндоцитоз, экзоцитоз	Отсутствуют	Имеются
Внутриклеточное пищеварение	Отсутствует	Имеется
Деление клеток	Бинарное	Митоз (у половых клеток – мейоз)

Вода – универсальный растворитель, в ней происходят все биохимические реакции в клетке, при участии воды осуществляется ее теплорегуляция. Вещества, растворяющиеся в воде (соли, основания, кислоты, белки, углеводы, спирты и др.), называются *гидрофильными*. *Гидрофобные* вещества (жиры и жироподобные) не растворяются в воде. Есть органические вещества с вытянутыми молекулами, у которых один конец гидрофилен, другой же гидрофобен; их называют *амфипатическими*. Примером амфипатических веществ могут служить фосфолипиды, участвующие в образовании биологических мембран.

Неорганические вещества (соли, кислоты, основания, положительные и отрицательные ионы) составляют от 1,0 до 1,5% массы клетки. Среди органических веществ преобладают белки (10 – 20%), жиры, или липиды (1 – 5%), углеводы (0,2 – 2,0%), нуклеиновые кислоты (1 – 2%). Содержание низкомолекулярных веществ в клетке не превышает 0,5%.

Молекула **белка** является полимером, который состоит из большого количества повторяющихся единиц (мономеров). Мономеры белка – аминокислоты (их 20) одновременно обладают двумя активными атомными группами – аминогруппа (она сообщает молекуле аминокислоты свойства основания) и карбоксильная группа (она сообщает молекуле свойства кислоты) (рис. 1). Аминокислоты между собой соединены пептидными связями, образуя полипептидную цепь (первичную структуру белка) (рис. 2). Она закручивается в спираль, представляющую, в свою очередь, вторичную структуру белка. Благодаря определенной пространственной ориентации полипептидной цепи возникает третичная структура белка, которая определяет специфичность

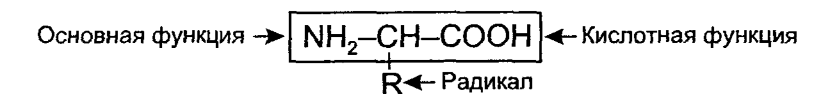


Рис. 1. *Общая схема аминокислоты:*
R – радикал, по которому аминокислоты различаются между собой; в рамке – общая часть для всех аминокислот

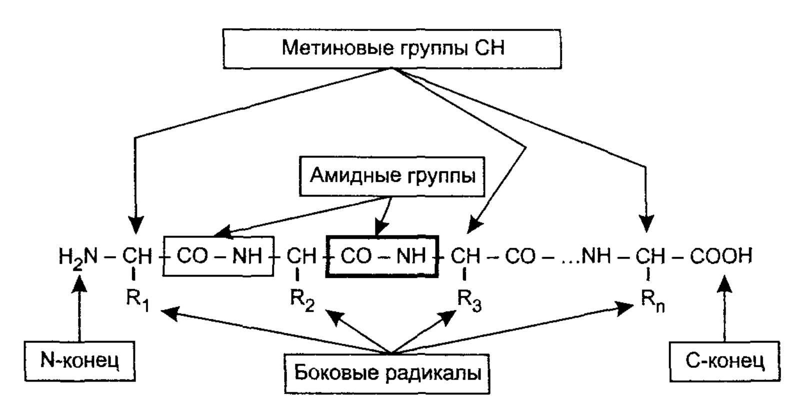


Рис. 2. *Фрагмент полипептида*
(по Н. А. Тюкавкиной и Ю. И. Баукову, с изменениями)

и биологическую активность молекулы белка. Несколько третичных структур, объединяясь между собой, образуют четвертичную структуру.

Белки выполняют важнейшие функции. Ферменты – биологические катализаторы, увеличивающие скорость химических реакций в клетке в сотни тысяч – миллионы раз, являются белками. Белки, входя в состав всех клеточных структур, выполняют пластическую (строительную) функцию. Они образуют клеточный скелет. Движения клеток также осуществляют специальные белки (актин, миозин, динеин). Белки обеспечивают транспорт веществ в клетку, из клетки и внутри клетки. Антитела, которые наряду с регуляторными выполняют и защитные функции, также являются белками. И наконец, белки являются одним из источников энергии.

Углеводы подразделяются на моносахариды и полисахариды. Полисахариды, подобно белкам, построены из мономеров – моносахаридов. Среди моносахаридов в клетке наиболее важны глюкоза (содержит шесть атомов углерода) и пентоза (пять атомов углерода). Пентозы входят в состав нуклеиновых кислот. Моносахариды хорошо растворяются в воде, полисахариды – плохо. В животных клетках полисахариды представлены гликогеном, в растительных – в основном растворимым крахмалом и

$$R^2{-}\overset{\displaystyle O}{\overset{\|}{C}}{-}O{-}\underset{\displaystyle CH_2{-}O{-}\overset{\displaystyle O}{\overset{\|}{C}}{-}R^3}{\underset{|}{\overset{\displaystyle CH_2{-}O{-}\overset{\displaystyle O}{\overset{\|}{C}}{-}R^1}{\overset{|}{CH}}}}$$

Рис. 3. *Общая формула триацилглицерина (жира или масла), где R^1, R^2, R^3 – остатки жирных кислот*

нерастворимыми целлюлозой, гемицеллюлозой, пектином и др. Углеводы являются источником энергии. Сложные углеводы, соединенные с белками (гликопротеины) и (или) жирами (гликолипиды), участвуют в образовании клеточных поверхностей и взаимодействиях клеток.

К **липидам** относятся жиры и жироподобные вещества. Молекулы жиров построены из глицерина и жирных кислот (рис. 3). К жироподобным веществам относятся холестерин, некоторые гормоны, лецитин. Липиды, являющиеся основным компонентом клеточных мембран (они описаны ниже), выполняют тем самым строительную функцию. Они являются важнейшим источником энергии. Так, если при полном окислении 1 г белка или углеводов освобождается 17,6 кДж энергии, то при полном окислении 1 г жира – 38,9 кДж.

Нуклеиновые кислоты являются полимерными молекулами, образованными мономерами – нуклеотидами, каждый из которых состоит из пуринового или пиримидинового основания, сахара пентозы и остатка фосфорной кислоты. Во всех клетках существует два типа нуклеиновых кислот: дезоксирибонуклеиновая (ДНК) и рибонуклеиновая (РНК), которые отличаются по составу оснований и сахаров (табл. 3, рис. 4).

Молекула **РНК** образована одной полинуклеотидной цепью (рис. 5).

Молекула **ДНК** состоит из двух разнонаправленных полинуклеотидных цепей, закрученных одна вокруг другой в виде двойной спирали. Каждый нуклеотид состоит из азотистого основания, сахара и остатка фосфорной кислоты. При этом основания расположены

Таблица 3

Состав нуклеиновых кислот

Кислота	Сахар	Азотистые основания	
		пуриновые	пиримидиновые
РНК	Рибоза	Аденин (A)	Цитозин (C)
		Гуанин (G)	Урацил (U)
ДНК	Дезоксирибоза	Аденин (A)	Цитозин (C)
		Гуанин (G)	Тимин (T)

Рис. 4. *Строение молекул нуклеиновых кислот:*
I – РНК; II – нумерация атомов углерода в цикле пентозы; III – ДНК. Звездочкой (*) отмечены различия в строении ДНК и РНК. Валентные связи показаны упрощенно:
A – аденин; T – тимин; C – цитозин; G – гуанин; U – урацил

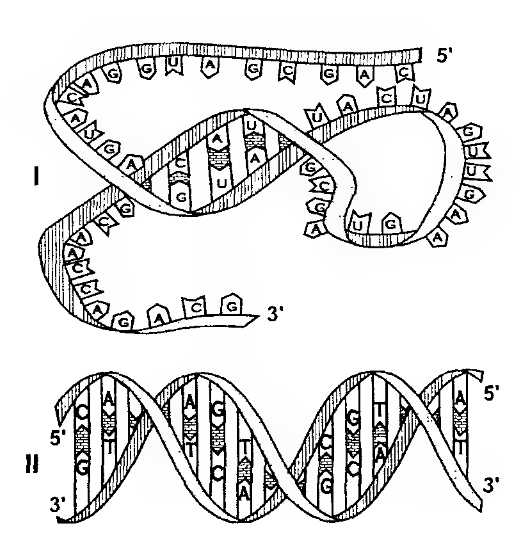


Рис. 5. *Пространственная структура нуклеиновых кислот: I – РНК; II – ДНК; ленты – сахарофосфатные остовы; A, C, G, T, U – азотистые основания, решетки между ними – водородные связи (по Б. Албертсу и соавт., с изменениями)*

внутри двойной спирали, а сахаро-фосфатный скелет – снаружи. Азотистые основания обеих цепей соединены между собой комплементарно водородными связями, при этом **аденин соединяется только с тимином, а цитозин с гуанином.** В зависимости от номера атома по отношению к связи с основанием концы цепи обозначают как 5′ и 3′ (см. рис. 4 и 5).

ДНК несет в себе генетическую информацию, закодированную последовательностью азотистых оснований. Она определяет специфичность синтезируемых клеткой белков, т.е. последовательность аминокислот в полипептидной цепи. Вместе с ДНК дочерним клеткам передается генетическая информация, определяющая (во взаимодействии с условиями среды) все свойства клетки. ДНК содержится в ядре и митохондриях, а у растений и в хлоропластах.

Все биохимические реакции в клетке строго структурированы и осуществляются при участии высокоспецифических биокатализаторов – **ферментов,**

или **энзимов** (*греч.* en – в, zyme – брожение, закваска), – белков, которые, соединяясь с биологическими молекулами – субстратами, снижают энергию активации, необходимую для осуществления той или иной реакции (энергия активации – это минимальное количество энергии, необходимое молекуле для вступления в химическую реакцию). Ферменты ускоряют реакцию на 10 порядков (в 10^{10} раз).

Названия всех ферментов складываются из двух частей. Первая содержит указание либо на субстрат, либо на действие, либо на то и другое. Вторая часть – окончание, оно всегда представлено буквами «аза». Так, название фермента «сукцинатдегидрогеназа» означает, что он воздействует на соединения янтарной кислоты («сукцинат-»), отнимая от них водород («-дегидроген-»).

По общему типу воздействия ферменты подразделяются на 6 классов. Оксиредуктазы катализируют окислительно-восстановительные реакции, трансферазы участвуют в переносе функциональных групп, гидролазы обеспечивают реакции гидролиза, лиазы – присоединение групп по двойным связям, изомеразы осуществляют перевод соединений в другую изомерную форму, а лигазы (не путать с лиазами!) связывают молекулярные группировки в цепи.

Основа любого фермента – белок. Вместе с тем есть ферменты, которые не обладают каталитической активностью, пока к белковой основе (апоферменту) не присоединится более простая по строению небелковая группировка – *кофермент*. Иногда коферменты имеют собственные названия, иногда их обозначают буквами. Нередко в состав коферментов входят вещества, называемые теперь витаминами. Многие витамины не синтезируются в организме и должны поэтому поступать с пищей. При их недостатке возникают заболевания (авитаминозы), симптомы которых, по сути дела, это проявления недостаточной активности соответствующих ферментов.

Некоторые коферменты играют ключевую роль во многих важнейших биохимических реакциях. В качестве примера можно привести кофермент А (КоА), который обеспечивает перенос группировок уксусной кислоты. Кофермент никотинамидадениндинуклеотид (сокращенно – NAD) обеспечивает перенос ионов водорода в окислительно-восстановительных реакциях; таковы же и никотинамидадениндинуклеотидфосфат (NADP), флавинадениндинуклеотид (FAD) и ряд других. Кстати, никотинамид – один из витаминов.

СТРОЕНИЕ ЖИВОТНОЙ КЛЕТКИ

Клетка является основной структурной и функциональной единицей живых организмов, осуществляющей рост, развитие, обмен веществ и энергии, хранящей, перерабатывающей и реализующей генетическую информацию. Клетка представляет собой сложную систему биополимеров, отделенную от внешней среды плазматической мембраной (цитолеммой, плазмалеммой) и состоящую из ядра и цитоплазмы, в которой располагаются органеллы и включения.

Французский ученый, лауреат Нобелевской премии **А. Львов**, основываясь на достижениях современной цитологии, писал: «Рассматривая живой мир на клеточном уровне, мы обнаруживаем его единство: единство строения – каждая клетка содержит ядро, погруженное в цитоплазму; единство функции – обмен веществ, в основном, сходен во всех клетках; единство состава – главные макромолекулы у всех живых существ состоят из одних и тех же малых молекул. Для построения огромного разнообразия живых систем природа использует ограниченное число строительных блоков». Вместе с тем различные клетки имеют и специфические структуры. Это связано с выполнением ими специальных функций.

Размеры клеток человека варьируют от нескольких микрометров (например, малые лимфоциты – около 7)

до 200 мкм (яйцеклетка). Напомним, что один микрометр (мкм) = 10^{-6} м; 1 нанометр (нм) = 10^{-9} м; 1 ангстрем (Е) = 10^{-10} м. Форма клеток разнообразна. Они могут быть шаровидными, овоидными, веретенообразными, плоскими, кубическими, призматическими, полигональными, пирамидальными, звездчатыми, чешуйчатыми, отростчатыми, амебовидными и др.

Основными функциональными структурами клетки являются ее *поверхностный комплекс*, *цитоплазма* и *ядро*.

Поверхностный комплекс включает в себя *гликокаликс*, *плазматическую мембрану* (*плазмалемму*) и *кортикальный слой цитоплазмы*. Нетрудно видеть, что резкого отграничения поверхностного комплекса от цитоплазмы нет.

В **цитоплазме** выделяют *гиалоплазму* (*матрикс*, *цитозоль*), *органеллы* и *включения*.

Основными структурными компонентами **ядра** являются *кариолемма* (*кариотека*), *нуклеоплазма* и *хромосомы*; петли некоторых хромосом могут переплетаться, и в этой области образуется *ядрышко*. Нередко к структурным элементам ядра относят хроматин. Однако, по определению, хроматин – это вещество хромосом.

Плазмалемма, кариолемма и часть органелл образованы *биологическими мембранами*.

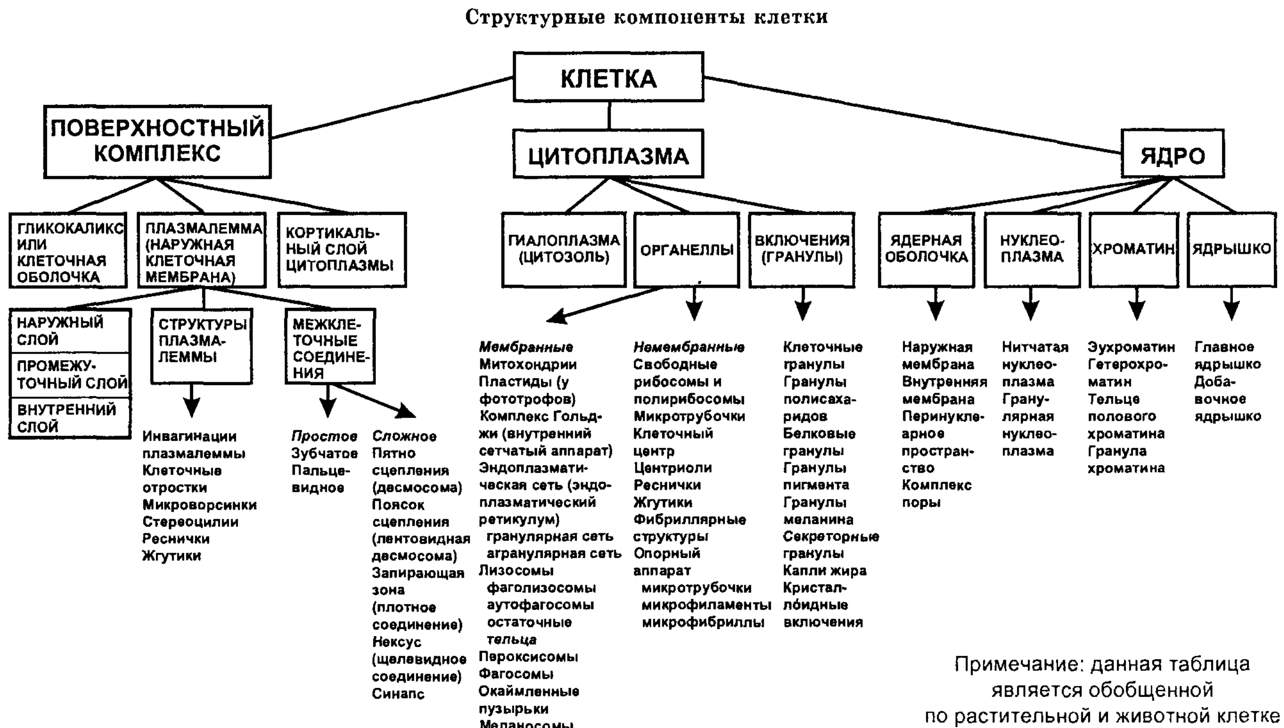
Основные структуры, образующие клетку, перечислены в табл. 4 и представлены на рис. 6.

БИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕМБРАНЫ

Наиболее полно строение биологических мембран отражает жидкостно-мозаичная модель, первоначальный вариант которой был предложен в 1972 г. **Г. Николсоном** и **С. Сингером**. Мембрана состоит из двух слоев амфипатических молекул липидов (билипидный слой, или бислой). Каждая такая молекула имеет две части – головку и хвост. Хвосты гидрофобны и обращены друг к другу. Головки, напротив, гидрофильны

Таблица 4

Структурные компоненты клетки



Примечание: данная таблица является обобщенной по растительной и животной клетке

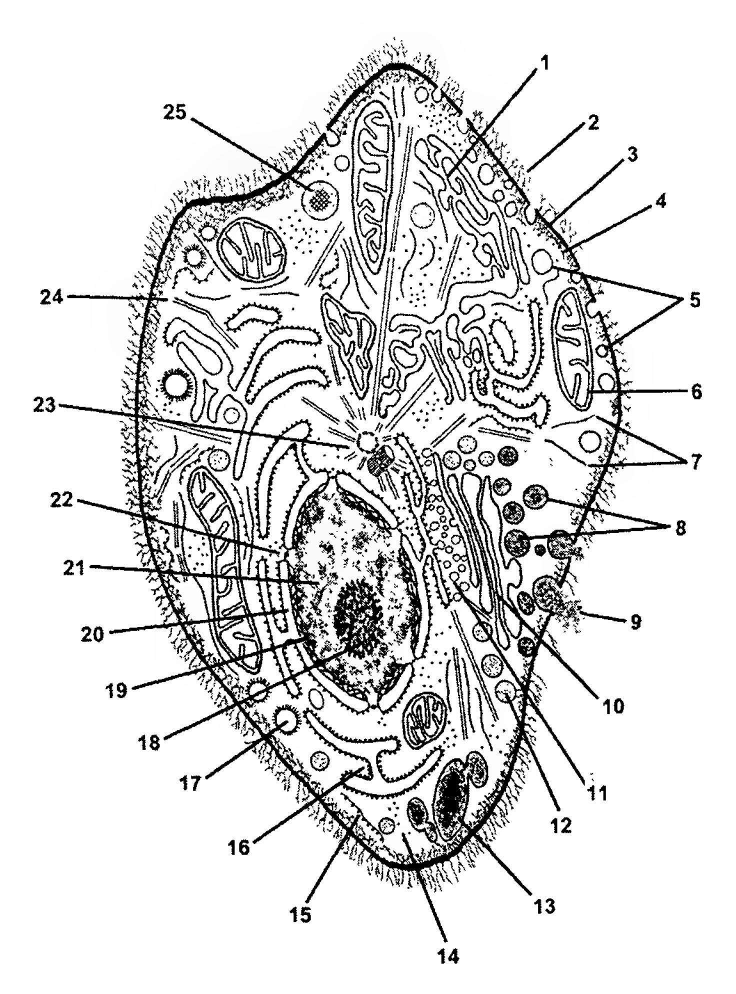


Рис. 6. *Основные структуры животной клетки:*
1 – агранулярная (гладкая) эндоплазматическая сеть; 2 – гликокаликс; 3 – плазмалемма; 4 – кортикальный слой цитоплазмы; 2+3+4 = поверхностный комплекс клетки; 5 – пиноцитозные пузырьки; 6 – митохондрия; 7 – промежуточные филаменты; 8 – секреторные гранулы; 9 – выделение секрета; 10 – комплекс Гольджи; 11 – транспортные пузырьки; 12 – лизосомы; 13 – фагосома; 14 – свободные рибосомы; 15 – полирибосома; 16 – гранулярная эндоплазматическая сеть; 17 – окаймленный пузырек; 18 – ядрышко; 19 – ядерная ламина; 20 – перинуклеарное пространство, ограниченное наружной и внутренней мембранами кариотеки; 21 – хроматин; 22 – поровый комплекс; 23 – клеточный центр; 24 – микротрубочка; 25 – пероксисома

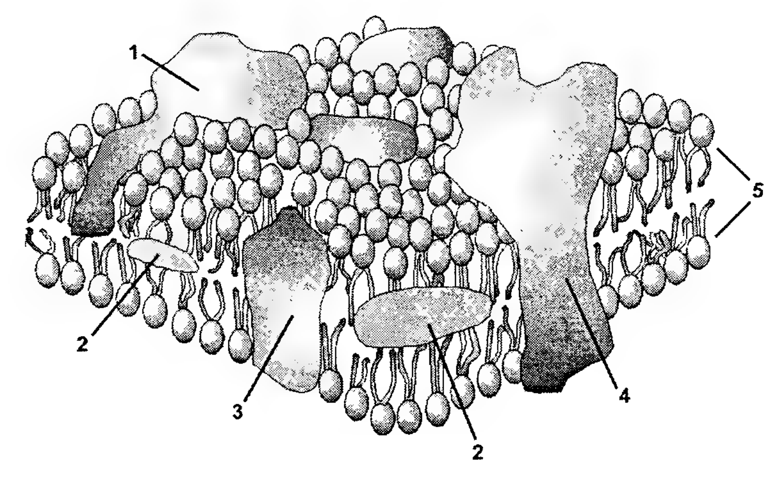


Рис. 7. *Структура биологической мембраны:*
1 – внешние белки; 2 – белок в толще мембраны; 3 – внутренние белки; 4 – интегральный (трансмембранный) белок; 5 – фосфолипиды билипидного слоя

и направлены кнаружи и внутрь клетки. В билипидный слой погружены молекулы белка (рис. 7).

На рис. 8 схематически представлена молекула фосфолипида фосфатидилхолина. Одна из жирных кислот – насыщенная, другая – ненасыщенная. Молекулы липидов способны быстро диффундировать в боковом направлении в пределах одного монослоя и крайне редко переходят из одного монослоя в другой.

Рис. 8. *Молекула фосфолипида фосфатидилхолина:*
А – полярная (гидрофильная) головка: 1 – холин, 2 – фосфат, 3 – глицерол; Б – неполярный (гидрофобный) хвост: 4 – насыщенная жирная кислота, 5 – ненасыщенная жирная кислота, СН=СН – цисдвойная связь

Билипидный слой ведет себя как жидкость, обладающая значительным поверхностным натяжением. Вследствие этого он образует замкнутые полости, которые не спадаются.

Некоторые белки проходят через всю толщу мембраны, так что один конец молекулы обращен в пространство по одну сторону мембраны, другой – по другую. Их называют *интегральными* (*трансмембранными*). Другие белки расположены так, что в околомембранное пространство обращен лишь один конец молекулы, второй же конец лежит во внутреннем или в наружном монослое мембраны. Такие белки называют *внутренними* или, соответственно, *внешними* (иногда те и другие называют полуинтегральными). Некоторые белки (обычно переносимые через мембрану и временно находящиеся в ней) могут лежать между фосфолипидными слоями.

Концы белковых молекул, обращенные в околомембранное пространство, могут связываться с различными веществами, находящимися в этом пространстве. Поэтому интегральные белки играют большую роль в организации трансмембранных процессов. С полуинтегральными белками всегда связаны молекулы, осуществляющие реакции по восприятию сигналов из среды (молекулярные *рецепторы*) или по передаче сигналов от мембраны в среду. Многие белки обладают ферментативными свойствами.

Бислой асимметричен: в каждом монослое располагаются различные липиды, гликолипиды обнаруживаются только в наружном монослое так, что их углеводные цепи направлены кнаружи. Молекулы холестерина в мембранах эукариот лежат во внутренней, обращенной к цитоплазме половине мембраны. Цитохромы располагаются в наружном монослое, а АТР-синтетазы – на внутренней стороне мембраны.

Подобно липидам, белки также способны к латеральной диффузии, однако скорость ее меньше, чем у липидных молекул. Переход из одного монослоя в другой практически невозможен.

Бактериородопсин представляет собой полипептидную цепь, состоящую из 248 аминокислотных остатков и простетической группы – хромофора, поглощающего кванты света и ковалентно связанного с лизином. Под влиянием кванта света хромофор возбуждается, что приводит к конформационным изменениям полипептидной цепи.

Это вызывает перенос двух протонов с цитоплазматической поверхности мембраны на ее внешнюю поверхность, в результате чего в мембране возникает электрический потенциал, вызывающий синтез АТР. Среди мембранных белков прокариот различают пермеазы – переносчики, ферменты, осуществляющие различные синтетические процессы, в том числе и синтез АТР.

Концентрация веществ, в частности ионов, по обе стороны мембраны не одинакова. Поэтому каждая сторона несет свой электрический заряд. Различия в концентрации ионов создают соответственно и разность электрических потенциалов.

Поверхностный комплекс

Поверхностный комплекс (рис. 9) обеспечивает взаимодействие клетки с окружающей ее средой. В связи с этим он выполняет следующие основные функции: разграничительную (барьерную), транспортную, рецепторную (восприятие сигналов из внешней для клетки среды), а также функцию передачи информации, воспринятой рецепторами, глубоким структурам цитоплазмы.

Основой поверхностного комплекса является биологическая мембрана, называемая **наружной клеточной мембраной** (иначе – **плазмалеммой**). Ее толщина около 10 нм, так что в световом микроскопе она неразличима. О строении и роли биологических мембран как таковых сказано ранее, плазмалемма же обеспечивает, в первую очередь, разграничительную функцию по отношению к внешней для клетки среде. Естественно, она выполняет при этом и другие функции: транспортную и рецепторную (восприятия сигналов из внешней

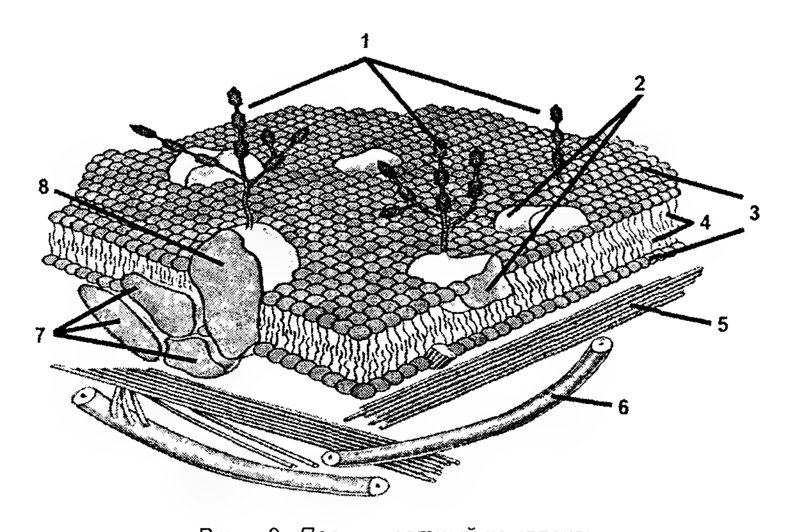


Рис. 9. *Поверхностный комплекс:*
1 – гликопротеины; 2 – периферические белки; 3 – гидрофильные головки фосфолипидов; 4 – гидрофобные хвосты фосфолипидов; 5 – микрофиламенты; 6 – микротрубочки; 7 – субмембранные белки; 8 – трансмембранный (интегральный) белок (по А. Хэму и Д. Кормаку, с изменениями)

для клетки среды). Плазмалемма, таким образом, обеспечивает поверхностные свойства клетки.

Наружный и внутренний электроноплотные слои плазмалеммы имеют толщину около 2 – 5 нм, средний электронопрозрачный слой – около 3 нм. При замораживании-скалывании мембрана разделяется на два слоя: слой А, содержащий многочисленные, иногда расположенные группами крупные частички размерами 8 – 9,5 нм, и слой В, содержащий примерно такие же частички (но в меньшем количестве) и мелкие углубления. Слой А – это скол внутренней (цитоплазматической) половины мембраны, слой В – наружной.

В билипидный слой плазмалеммы погружены молекулы белка. Некоторые из них (интегральные, или трансмембранные) проходят через всю толщину мембраны, другие (периферические или внешние) лежат во внутреннем или наружном монослоях мембраны. Некоторые интегральные белки объединены нековалентными

связями с белками цитоплазмы. Подобно липидам, белковые молекулы также являются амфипатическими – их гидрофобные участки окружены аналогичными «хвостами» липидов, а гидрофильные обращены наружу или внутрь клетки.

Белки осуществляют большую часть мембранных функций: многие из них являются рецепторами, другие – ферментами, третьи – переносчиками. Подобно липидам, белки также способны к латеральной диффузии, однако скорость ее меньшая, чем у липидных молекул. Переход молекул белка из одного монослоя в другой практически невозможен. Так как в каждом монослое содержатся свои белки, бислой асимметричен. Несколько белковых молекул могут образовать канал, через который проходят определенные ионы или молекулы.

Одной из важнейших функций плазматической мембраны является ***транспорт***. Напомним, что обращенные друг к другу «хвосты» липидов образуют гидрофобный слой, препятствующий проникновению полярных водорастворимых молекул. Как правило, внутренняя цитоплазматическая поверхность плазмалеммы несет отрицательный заряд, что облегчает проникновение в клетку положительно заряженных ионов.

Малые (18 Да) незаряженные молекулы воды быстро диффундируют через мембраны, также быстро диффундируют малые полярные молекулы (например, мочевина, CO_2, глицерол), гидрофобные молекулы (O_2, N_2, бензол), крупные незаряженные полярные молекулы вообще не способны диффундировать (глюкоза, сахароза). В то же время через цитолемму указанные вещества диффундируют легко благодаря наличию в ней мембранных транспортных белков, специфических для каждого химического соединения. Эти белки могут функционировать по принципу унипорта (перенос одного вещества через мембрану) или котранспорта (перенос двух веществ). Последний может быть в виде симпорта (перенос двух веществ в одном направлении),

либо антипорта (перенос двух веществ в противоположных направлениях) (рис. 10). При транспорте вторым веществом является H^+. Унипорт и симпорт являются основными способами переноса в прокариотическую клетку большей части веществ, необходимых для ее жизнедеятельности.

Различают два типа транспорта: *пассивный* и *активный*. Первый не требует затрат энергии, второй – энергозависимый (рис. 11). **Пассивный транспорт** незаряженных молекул осуществляется по градиенту концентрации, транспорт заряженных молекул зависит от градиента концентрации H^+ и трансмембранной разности потенциалов, которые объединяются в *трансмембранный градиент* H^+, или *электрохимический протонный градиент* (рис. 12). Как правило, внутренняя цитоплазматическая поверхность мембраны несет отрицательный заряд, что облегчает проникновение в клетку положительно заряженных ионов.

Диффузия (*лат.* diffusio – распространение, растекание) – это переход ионов или молекул, вызванный их броуновским движением через мембраны из зоны,

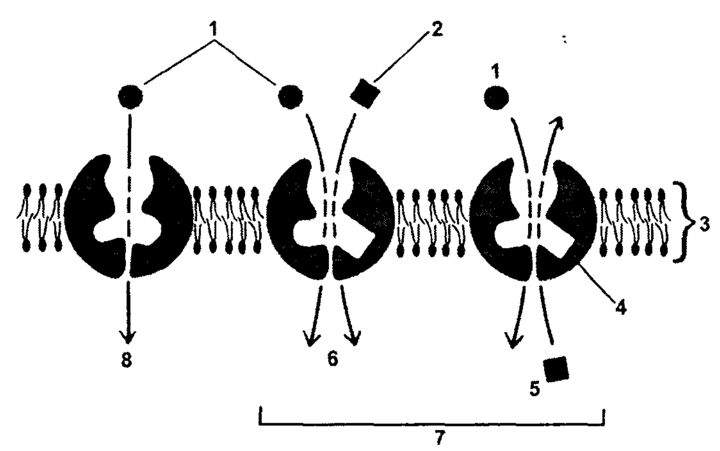


Рис. 10. *Схема функционирования транспортных белков: 1 – транспортируемая молекула; 2 – котранспортируемая молекула; 3 – липидный бислой; 4 – белок-переносчик; 5 – антипорт; 6 – симпорт; 7 – котранспорт; 8 – унипорт (по Б. Албертсу и соавт.)*

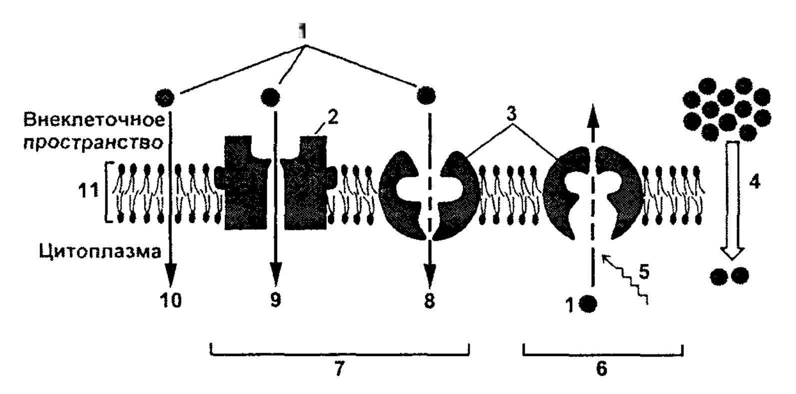
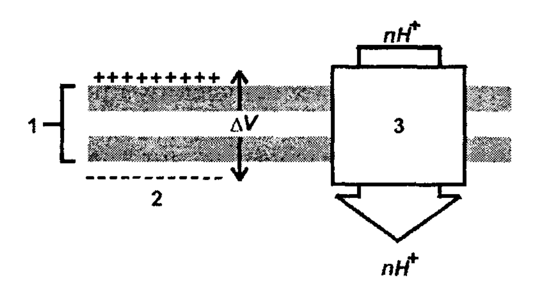


Рис. 11. *Схема пассивного транспорта по электрохимическому градиенту и активного транспорта против электрохимического градиента:*

1 – транспортируемая молекула; 2 – каналообразующий белок; 3 – белок-переносчик; 4 – электрохимический градиент; 5 – энергия; 6 – активный транспорт; 7 – пассивный транспорт (облегченная диффузия); 8 – диффузия, опосредуемая белком-переносчиком; 9 – диффузия через канал; 10 – простая диффузия; 11 – липидный бислой (по Б. Албертсу и соавт.)



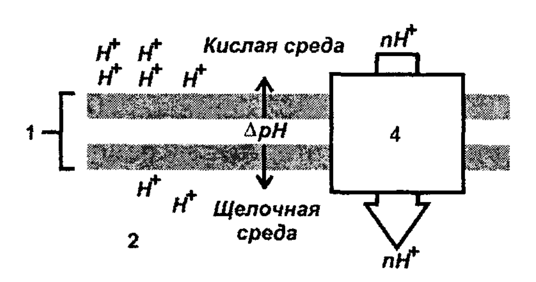


Рис. 12. *Электрохимический протонный градиент. Составляющие градиента: 1 – внутренняя митохондриальная мембрана; 2 – матрикс; 3 – протондвижущая сила, обусловленная мембранным потенциалом; 4 – протондвижущая сила, обусловленная градиентом концентрации протонов (по Б. Албертсу и соавт.)*

где эти вещества находятся в более высокой концентрации, в зону с более низкой концентрацией до тех пор, пока концентрации по обе стороны мембраны выравняются. Диффузия может быть *нейтральной* (незаряженные вещества проходят между липидными молекулами или через белок, формирующий канал) или *облегченной* (специфические белки-переносчики связывают вещество и переносят его через мембрану). Облегченная диффузия протекает быстрее, чем нейтральная. На рис. 13 показана гипотетическая модель функционирования белков-переносчиков при облегченной диффузии.

Вода поступает в клетку путем ***осмоса*** (*греч.* osmos – толчок, давление). В настоящее время математически доказывается наличие в цитолемме мельчайших временных пор, возникающих по мере необходимости.

Активный транспорт осуществляют белки-переносчики, при этом расходуется энергия, получаемая вследствие гидролиза ATP или протонного потенциала. Активный транспорт происходит против градиента концентрации.

В транспортных процессах прокариотической клетки основную роль играет электрохимический протонный градиент, при этом перенос идет против градиента концентрации веществ. На цитолемме эукариотических клеток с помощью натриево-калиевого насоса

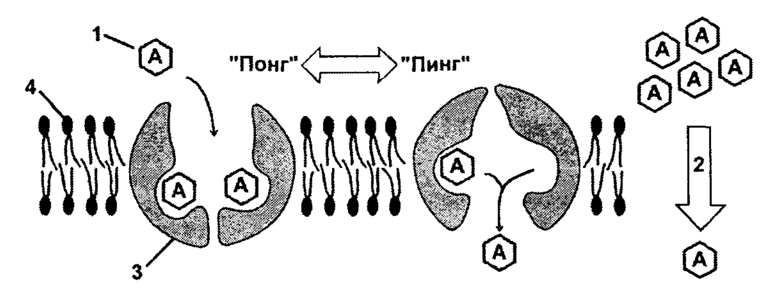


Рис. 13. Схема функционирования белков-переносчиков:
1 – транспортируемое вещество; 2 – градиент концентрации;
3 – транспортный белок, осуществляющий облегченную диффузию;
4 – липидный бислой (по Б. Албертсу и соавт.)

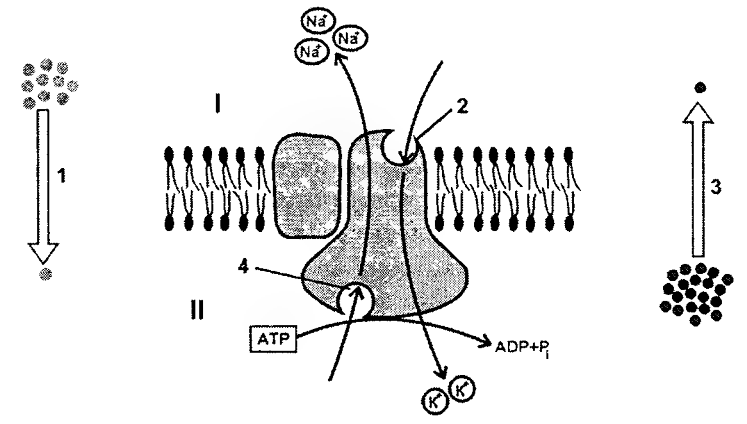


Рис. 14. *(Na^+ K^+) ATP-аза:*
I – внеклеточное пространство; II – внутриклеточное пространство (цитоплазма); 1 – градиент концентрации ионов натрия; 2 – участок связывания калия; 3 – градиент концентрации ионов калия; 4 – участок связывания натрия. При гидролизе внутри клетки каждой молекулы ATP три иона Na^+ выкачиваются из клетки и два иона K^+ накачиваются в клетку (по Б. Албертсу и соавт.)

поддерживается мембранный потенциал. Этот насос, функционирующий как антипорт, накачивающий против градиентов концентрации K^+ в клетку, а Na^+ во внеклеточную среду, является ферментом ATP-азой (рис. 14). При этом в ATP-азе происходят конформационные изменения, в результате которых Na^+ переносится через мембрану и выводится во внеклеточную среду, а K^+ переносится внутрь клетки. Процесс напоминает модель облегченной диффузии, изображенной на рис. 13.

ATP-аза осуществляет также активный транспорт аминокислот и сахаров. Аналогичный механизм присутствует в цитолемме аэробных бактерий. Однако у них фермент вместо гидролиза ATP осуществляет его синтез из ADP и фосфата, используя протонный градиент. Таким же образом функционирует описанный выше бактериородопсин. Иными словами, один и тот же фермент осуществляет и синтез и гидролиз ATP.

В связи с наличием суммарного отрицательного заряда в цитоплазме прокариотической клетки ряд

незаряженных молекул переносится по принципу симпорта с H^+, источником энергии является трансмембранный электрохимический градиент H^+ (например, глицин, галактоза, глюкоза), отрицательно заряженные вещества переносятся по принципу симпорта также с H^+ за счет градиента концентрации H^+, транспорт Na^+ осуществляется по принципу антипорта с H^+, который переносится в клетку также за счет градиента концентрации H^+; механизм аналогичен Na^+ K^+ насосу эукариот. Положительно заряженные вещества поступают в клетку по принципу унипорта за счет трансмембранной разности электрических потенциалов.

Внешняя поверхность плазмалеммы покрыта **гликокаликсом** (рис. 15). Толщина его различна и колеблется даже в разных участках поверхности одной клетки от 7,5 до 200 нм. Гликокаликс представляет собой совокупность молекул, связанных с белками мембраны. По составу эти молекулы могут представлять собой цепочки полисахаридов, гликолипидов и гликопротеинов.

Многие из молекул гликокаликса функционируют в качестве специфических молекулярных рецепторов. Концевой свободный отдел рецептора обладает уникальной пространственной конфигурацией. Поэтому с ним могут объединяться только те молекулы, находящиеся вне клетки,

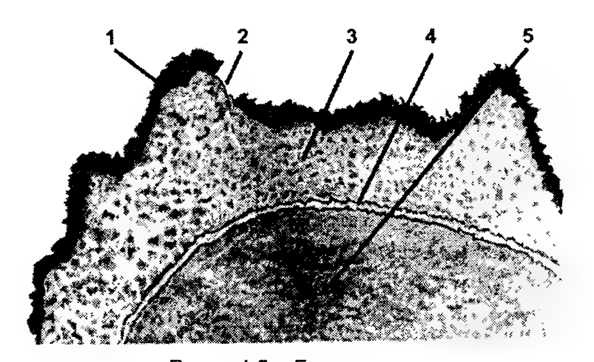


Рис. 15. *Гликокаликс:*
1 – гликокаликс, выявленный специальным красителем (рутениевым красным); 2 – плазмалемма (часть гликокаликса на этом участке удалена); 3 – цитоплазма; 4 – кариотека; 5 – хроматин (по Б. Албертсу и соавт., с изменениями)

которые обладают также уникальной конфигурацией, но зеркально симметричной по отношению к рецептору. Именно благодаря существованию специфических рецепторов на поверхности клетки могут закрепляться так называемые сигнальные молекулы, в частности молекулы гормонов.

Чем больше конкретных специфических рецепторов находится в гликокаликсе, тем активнее клетка реагирует на соответствующие сигнальные вещества. Если в гликокаликсе нет молекул, специфически связывающихся с внешними веществами, клетка на последние не реагирует. Таким образом, *гликокаликс, наряду с самой плазмалеммой, обеспечивает и барьерную функцию поверхностного комплекса.*

К глубокой поверхности плазмалеммы примыкают поверхностные структуры цитоплазмы. Они связываются с белками плазмалеммы и осуществляют передачу информации глубинным структурам, запуская сложные цепи биохимических реакций. Они же, изменяя свое взаимоположение, меняют конфигурацию плазмалеммы.

Межклеточные соединения

При контакте клеток друг с другом их плазмалеммы вступают во взаимодействия. При этом образуются особые объединяющие структуры – *межклеточные соединения* (рис. 16). Они формируются при образовании многоклеточного организма во время эмбрионального развития и при образовании тканей. Межклеточные соединения подразделяются на простые и сложные. В ***простых соединениях*** плазмалеммы соседних клеток формируют выросты наподобие зубцов, так что зубец одной клетки внедряется между двумя зубцами другой (*зубчатое соединение*) или переплетающихся между собой интердигитаций (*пальцевидное соединение*). Между плазмалеммами соседних клеток всегда сохраняется межклеточная щель шириной 15 – 20 нм.

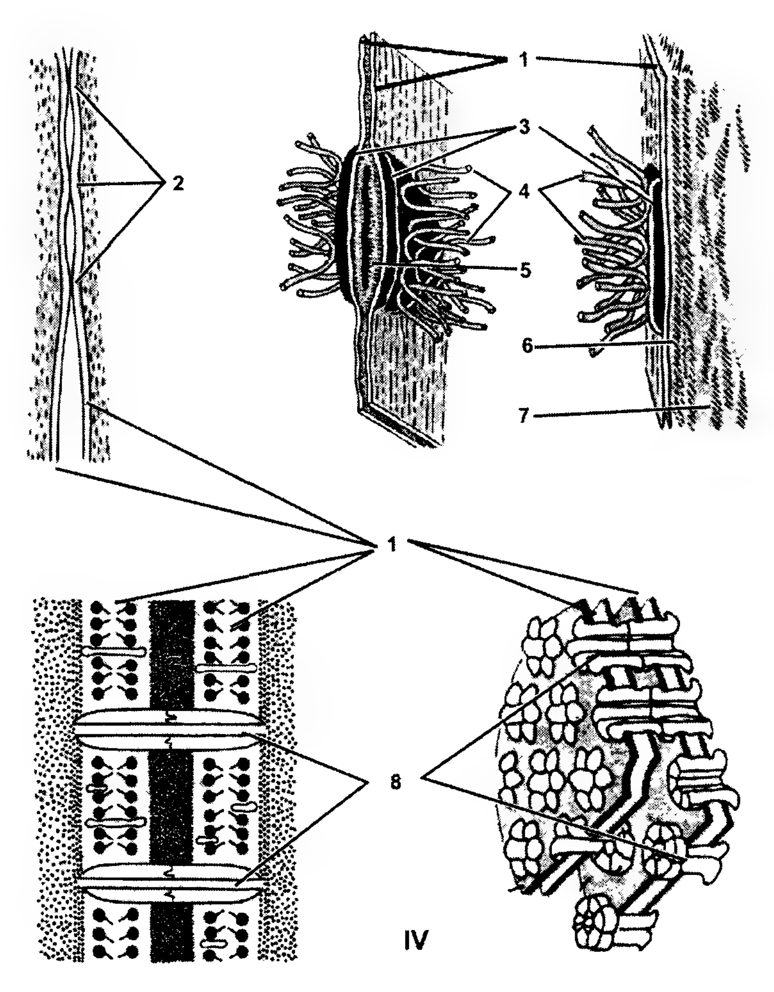


Рис. 16. *Межклеточные соединения:*
I – плотное соединение; II – десмосома; III – полудесмосома; IV – нексус (щелевидное соединение); 1 – плазмалеммы смежных клеток; 2 – зоны слипания; 3 – электроноплотные пластинки; 4 – промежуточные филаменты (тонофиламенты), закрепленные в пластинке; 5 – межклеточные филаменты; 6 – базальная мембрана; 7 – подлежащая соединительная ткань; 8 – коннексоны, каждый из которых состоит из 6 субъединиц с цилиндрическим каналом (по А. Хэму и Д. Кормаку и по Б. Албертсу и соавт., с изменениями)

Сложные соединения, в свою очередь, подразделяются на адгезионные, замыкающие и проводящие. К адгезионным соединениям относятся *десмосома, полудесмосома и поясок сцепления* (*лентовидная десмосома*). **Десмосома** состоит из двух электроноплотных половин, принадлежащих плазмалеммам соседних клеток, разделенных межклеточным пространством размером около 25 нм, заполненным тонкофибриллярным веществом гликопротеинной природы. К обращенным к цитоплазме сторонам обеих пластинок десмосомы прикрепляются кератиновые тонофиламенты, напоминающие по форме головные шпильки. Помимо этого, через межклеточное пространство проходят межклеточные волокна, соединяющие обе пластинки.

Полудесмосома, образованная лишь одной пластинкой с входящими в нее тонофиламентами, прикрепляет клетку к базальной мембране. **Поясок сцепления, или лентовидная десмосома**, представляет собой «ленту», которая огибает всю поверхность клетки вблизи ее апикального отдела. Ширина межклеточного пространства, заполненного волокнистым веществом, не превышает 15 – 20 нм. Цитоплазматическая поверхность «ленты» уплотнена и укреплена сократительным пучком актиновых филаментов.

Плотные соединения, или ***запирающие зоны***, проходят через апикальные поверхности клеток в виде поясков шириной 0,5 – 0,6 мкм. В плотных контактах между плазмалеммами соседних клеток практически нет межклеточного пространства и гликокаликса. Белковые молекулы обеих мембран контактируют между собой, поэтому через плотные контакты молекулы не проходят. На плазмалемме одной клетки имеется сеть гребешков, образованных цепочками белковых частиц эллиптической формы, расположенных во внутреннем монослое мембраны, которым на плазмалемме соседней клетки соответствуют углубления, бороздки.

К проводящим соединениям относятся **нексус, или щелевидный контакт**, и **синапс**. Через них из одной

клетки в другую проходят водорастворимые малые молекулы с молекулярной массой не более 1500 Да. Такими контактами соединены очень многие клетки человека (и животных). В нексусе между плазмалеммами соседних клеток имеется пространство шириной 2 – 4 нм. Обе плазмалеммы соединены между собой *коннексонами* – полыми гексагональными белковыми структурами размерами около 9 нм, каждая из которых образована шестью белковыми субъединицами. Методом замораживания и скалывания показано, что на внутренней части мембраны имеются гексагональные частички размерами 8 – 9 нм, а на наружной – соответствующие им ямки. Щелевые контакты играют важную роль в осуществлении функции клеток, обладающих выраженной электрической активностью (например, кардиомиоциты). Синапсы играют важную роль в осуществлении функций нервной системы.

Микроворсинки

Микроворсинки обеспечивают увеличение клеточной поверхности. Это, как правило, связано с осуществлением функции всасывания веществ из внешней для клетки среды. Микроворсинки (рис. 17) являются производными поверхностного комплекса клетки. Они представляют собой выпячивания плазмалеммы длиной 1 – 2 мкм и диаметром до 0,1 мкм. В гиалоплазме проходят продольные пучки актиновых микрофиламентов, поэтому длина микроворсинок может изменяться. Это один из способов регуляции активности поступления в клетку веществ. У основания микроворсинки в поверхностном комплексе клетки происходит объединение ее микрофиламентов с элементами цитоскелета.

Поверхность микроворсинок покрыта гликокаликсом. При особой активности всасывания микроворсинки так близко располагаются друг к другу, что их гликокаликс сливается. Такой комплекс называют **щеточной каймой**. В щеточной кайме многие молекулы гликокаликса обладают ферментативной активностью.

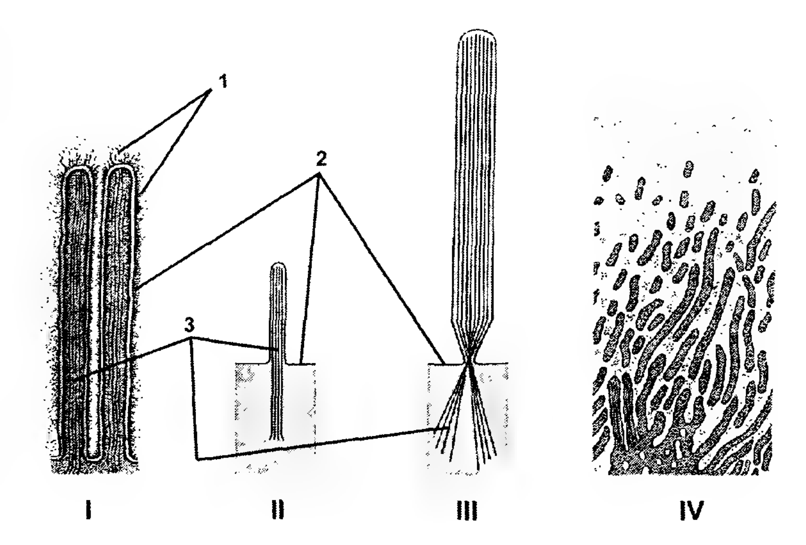


Рис. 17. *Микроворсинки и стереоцилии:*
I и II – микроворсинки; III и IV – стереоцилии; I – III – схемы;
IV – электронная микрофотография; 1 – гликокаликс; 2 – плазмалемма;
3 – пучки микрофиламентов (по Б. Албертсу и соавт., с изменениями)

Особо крупные микроворсинки длиной до 7 мкм называют **стереоцилиями** (см. рис. 17). Они имеются у некоторых специализированных клеток (например, у сенсорных клеток в органах равновесия и слуха). Их роль связана не со всасыванием, а с тем, что они могут отклоняться от своего первоначального положения. Такое изменение конфигурации поверхности клетки вызывает ее возбуждение, последнее воспринимается нервными окончаниями, и сигналы поступают в центральную нервную систему. Стереоцилии можно рассматривать как специальные органеллы, развившиеся путем модификации микроворсинок.

Биологические мембраны разделяют клетку на отдельные области, имеющие свои структурные и функциональные особенности – *компартменты*, а также отграничивают клетку от окружающей ее среды. Соответственно и мембраны, связанные с этими компартментами, имеют свои характерные черты.

ЯДРО

Оформленное ядро клетки (рис. 18) имеется только у эукариот. У прокариот тоже имеются такие ядерные структуры, как хромосомы, но они не заключены в особом компартменте. У большинства клеток форма ядра шаровидна или овоидна, однако встречаются ядра и другой формы (кольцевидные, палочковидные, веретеновидные, бобовидные, сегментированные и др.). Размеры ядер колеблются в широких пределах – от 3 до 25 мкм. Наиболее крупным ядром обладает яйцеклетка. Большинство клеток человека имеет одно ядро, однако имеются двухъядерные (например, некоторые нейроны, клетки печени, кардиомиоциты). Двух-, а иногда и многоядерность бывает связана с полиплоидией (*греч.* polyploos – многократный, eidos – вид). Полиплоидия – это увеличение числа хромосомных наборов в ядрах клеток.

Пользуемся случаем обратить внимание, что иногда многоядерными клетками называют структуры, которые образовались не вследствие полиплоидизации исходной клетки, а в результате слияния нескольких одноядерных клеток. Такие структуры имеют специальное название – симпласты; они встречаются, в частности, в составе скелетных поперечнополосатых мышечных волокон.

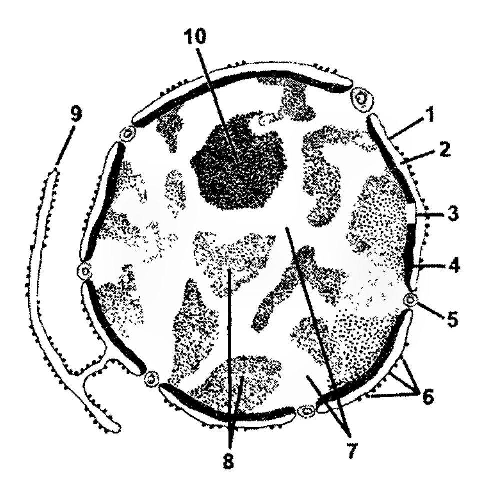


Рис. 18. *Ядро клетки:* *1 – наружная мембрана кариотеки (наружная ядерная мембрана); 2 – перинуклеарное пространство; 3 – внутренняя мембрана кариотеки (внутренняя ядерная мембрана); 4 – ядерная ламина; 5 – поровый комплекс; 6 – рибосомы; 7 – нуклеоплазма (ядерный сок); 8 – хроматин; 9 – цистерна гранулярной эндоплазматической сети; 10 – ядрышко (по Б. Албертсу и соавт., с изменениями)*

У эукариот хромосомы сосредоточены внутри ядра и отделены от цитоплазмы ядерной оболочкой, или **кариотекой**. Кариотека образуется за счет расширения и слияния друг с другом цистерн эндоплазматической сети. Поэтому кариотека образована двумя мембранами – внутренней и наружной. Пространство между ними называют **перинуклеарным пространством**. Оно имеет ширину 20 – 50 нм и сохраняет сообщение с полостями эндоплазматической сети. Со стороны цитоплазмы наружная мембрана нередко покрыта рибосомами.

Местами внутренняя и наружная мембраны кариотеки сливаются, а в месте слияния образуется пора. Пора не зияет: между ее краями упорядоченно располагаются белковые молекулы, так что в целом формируется **поровый комплекс**.

Комплекс поры (рис. 19) представляет собой сложную структуру, которая состоит из двух рядов

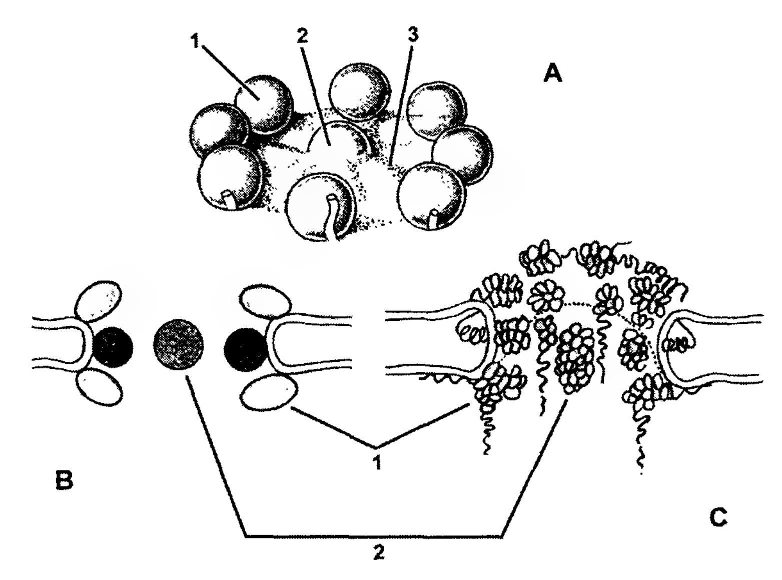


Рис. 19. *Поровый комплекс:*
А – пространственная реконструкция; В – схема основных структур; С – схема молекулярной организации; 1 – периферические гранулы; 2 – центральная гранула; 3 – диафрагма поры (по Б. Албертсу и соавт., с изменениями)

связанных между собой белковых гранул, каждая из которых содержит по 8 гранул, располагающихся на равном расстоянии друг от друга по обе стороны ядерной оболочки. Эти гранулы по размерам превосходят рибосомы. Гранулы, расположенные на цитоплазматической стороне поры, обусловливают осмиофильный материал, окружающий пору. В центре отверстия поры иногда имеется крупная центральная гранула, связанная с гранулами, описанными выше (возможно, это частицы, транспортирующиеся из ядра в цитоплазму). Отверстие поры закрыто тонкой диафрагмой. По-видимому, в поровых комплексах имеются цилиндрические каналы диаметром около 9 нм и длиной около 15 нм.

Через поровые комплексы осуществляется избирательный транспорт молекул и частиц из ядра в цитоплазму и обратно. Поры могут занимать до 25% поверхности ядра. Количество пор у одного ядра достигает 3000 – 4000, а их плотность составляет около 11 на 1 мкм^2 ядерной оболочки. Из ядра в цитоплазму транспортируются в основном разные виды РНК. Из цитоплазмы в ядро поступают все ферменты, необходимые для синтеза РНК, для регуляции интенсивности этих синтезов. В некоторых клетках молекулы гормонов, которые тоже регулируют активность синтезов РНК, поступают из цитоплазмы в ядро.

Внутренняя поверхность кариотеки связана с многочисленными промежуточными филаментами (см. раздел «Цитоскелет»). В совокупности они образуют здесь тонкую пластинку, называемую **ядерной ламиной** (рис. 20 и 21). К ней прикреплены хромосомы. Ядерная пластинка связана с поровыми комплексами и играет главную роль в поддержании формы ядра. Она построена из промежуточных филаментов особой структуры.

Нуклеоплазма представляет собой коллоид (обычно в форме геля). По ней транспортируются различные молекулы, она содержит множество разнообразных ферментов, в нее поступают с хромосом РНК. В живых клетках она внешне гомогенна.

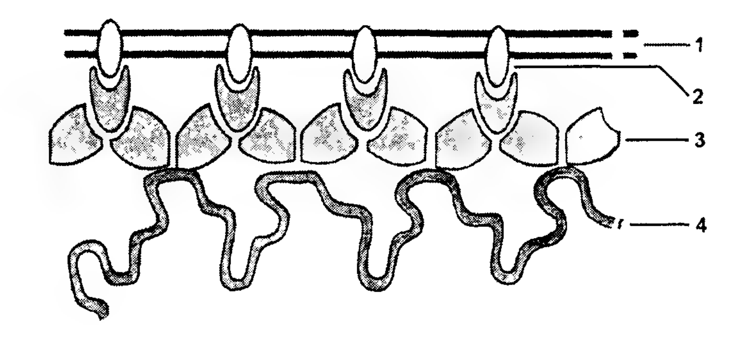


Рис. 20. *Поверхностные структуры ядра:*
1 – внутренняя ядерная мембрана; 2 – интегральные белки; 3 – белки ядерной ламины; 4 – хроматиновая фибрилла (часть хромосомы) (по Б. Албертсу и соавт., с изменениями)

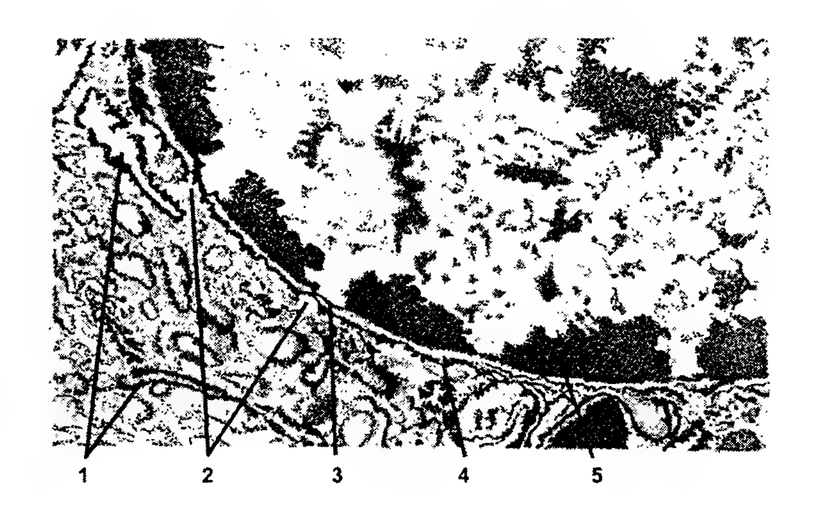


Рис. 21. *Ядро и околоядерная область цитоплазмы:*
1 – гранулярная эндоплазматическая сеть; 2 – поровые комплексы; 3 – внутренняя ядерная мембрана; 4 – наружная ядерная мембрана; 5 – ядерная ламина и субмембранный хроматин (по Б. Албертсу и соавт., с изменениями)

В живых клетках нуклеоплазма (кариоплазма) внешне гомогенна (кроме ядрышка). После фиксации и обработки тканей для световой или электронной микроскопии в кариоплазме становятся видными два типа хроматина (*греч.* chroma – краска): хорошо окрашивающийся электронноплотный гетерохроматин, образованный осмиофильными гранулами размером 10 – 15 нм и фибриллярными структурами толщиной около 5 нм, и светлый эухроматин.

Гетерохроматин расположен в основном вблизи внутренней ядерной мембраны, контактируя с ядерной пластинкой и оставляя свободными поры, и вокруг ядрышка. Эухроматин находится между скоплениями гетерохроматина. По сути дела, хроматин – это комплексы веществ, которыми образованы хромосомы – ДНК, белок и РНК в соотношении 1 : 1,3 : 2. Основа каждой хромосомы образована ДНК, молекула которой имеет вид спирали. Она упакована различными белками, среди которых различают гистоновые и негистоновые. В результате ассоциации ДНК с белками образуются дезоксинуклеопротеиды (ДНП).

Хромосомы и ядрышки

В хромосоме (рис. 22) молекула ДНК (см. рис. 4 и 5) упакована компактно. Так, информация, заложенная в последовательности 1 млн. нуклеотидов при линейном расположении, заняла бы отрезок длиной 0,34 мм. В результате компактизации она занимает объем 10^{-15} см^3. Длина одной хромосомы человека в растянутом виде около 5 см, длина всех хромосом около 170 см, а их масса 6×10^{-12} г.

ДНК ассоциирована с белками-гистонами, в результате чего образуются нуклеосомы, являющиеся структурными единицами хроматина. Нуклеосомы, напоминающие бусины диаметром 10 нм, состоят из 8 молекул гистонов (по две молекулы гистонов Н2А, Н2Б, Н3 и Н4), вокруг которых закручен участок ДНК, включающий

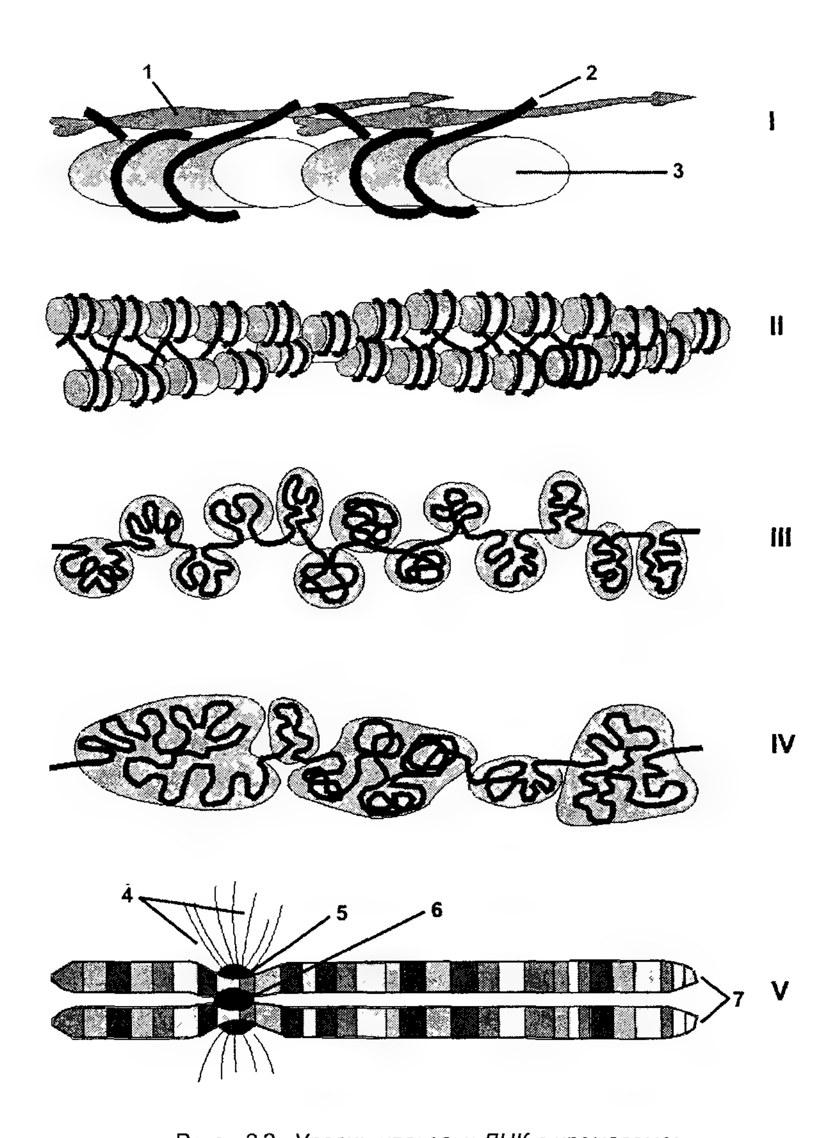


Рис. 22. *Уровни упаковки ДНК в хромосоме:*
I – нуклеосомная нить: 1 – гистон H1; 2 – ДНК; 3 – прочие гистоны;
II – хроматиновая фибрилла; III – серия петельных доменов;
IV – конденсированный хроматин в составе петельного домена;
V – метафазная хромосома: 4 – микротрубочки ахроматинового веретена (кинетохорные); 5 – кинетохор; 6 – центромера; 7 – хроматиды (по Б. Албертсу и соавт., с изменениями и дополнениями)

146 пар нуклеотидов. Между нуклеосомами располагаются линкерные участки ДНК, состоящие из 60 пар нуклеотидов, а гистон H1 обеспечивает взаимный контакт соседних нуклеосом. Нуклеосомы – это лишь первый уровень укладки ДНК.

Хроматин представлен в виде фибрилл толщиной около 30 нм, которые образуют петли длиной около 0,4 мкм каждая, содержащие от 20 000 до 30 000 пар нуклеотидов, которые, в свою очередь, еще больше компактизируются, так что метафазная хромосома имеет средние размеры 5 × 1,4 мкм.

В результате суперспирализации ДНП в делящемся ядре хромосомы (*греч.* chroma – краска, soma – тело) становятся видимыми при увеличении светового микроскопа. **Каждая хромосома образована одной длинной молекулой ДНП.** Они представляют собой удлиненные палочковидные структуры, имеющие два плеча, разделенные центромерой. В зависимости от ее расположения и взаимного расположения плеч выделяют три типа хромосом: метацентрические, имеющие примерно одинаковые плечи; акроцентрические, имеющие одно очень короткое и одно длинное плечо; субметацентрические, у которых одно длинное и одно более короткое плечо. Некоторые акроцентрические хромосомы имеют спутников (сателлитов) – мелкие участки короткого плеча, соединенные с ним тонким неокрашивающимся фрагментом (вторичная перетяжка). В хромосоме имеются эу- и гетерохроматиновые участки. Последние в неделящемся ядре (вне митоза) остаются компактными. Чередование эу- и гетерохроматиновых участков используют для идентификации хромосом.

Метафазная хромосома состоит из двух соединенных центромерой сестринских хроматид, каждая из которых содержит одну молекулу ДНП, уложенную в виде суперспирали. При спирализации участки эу- и гетерохроматина укладываются закономерным образом, так что по протяжению хроматид образуются чередующиеся поперечные полосы. Их выявляют при помощи

специальных окрасок. Поверхность хромосом покрыта различными молекулами, главным образом, рибонуклеопротеинами (РНП). В соматических клетках имеются по две копии каждой хромосомы, их называют гомологичными. Они одинаковы по длине, форме, строению, расположению полос, несут одни и те же гены, которые локализованы одинаково. Гомологичные хромосомы могут различаться аллелями генов, содержащихся в них. *Ген – это участок молекулы ДНК, на котором синтезируется активная молекула РНК* (см. раздел «Синтез белков»). Гены, входящие в состав хромосом человека, могут содержать до двух млн. пар нуклеотидов.

Итак, хромосомы представляют собой двойные цепи ДНК, окруженные сложной системой белков. С одними участками ДНК связаны гистоны. Они могут прикрывать их или освобождать. В первом случае данная область хромосомы не способна синтезировать РНК, во втором же синтез происходит. Это – один из способов регуляции функциональной активности клетки путем дерепрессии и репрессии генов. Существуют и иные способы такого управления.

Некоторые участки хромосом остаются окруженными белками постоянно и в данной клетке никогда не участвуют в синтезе РНК. Их можно называть блокированными. Механизмы блокирования разнообразны. Обычно такие участки очень сильно спирализуются и покрываются не только гистонами, но и другими белками с более крупными молекулами.

Деспирализованные активные участки хромосом не видны под микроскопом. Лишь слабая гомогенная базофилия нуклеоплазмы указывает на присутствие ДНК; их можно выявить также гистохимическими методами. Такие участки относят к *эухроматину*. Неактивные сильно спирализованные комплексы ДНК и высокомолекулярных белков выделяются при окрасках в виде глыбок *гетерохроматина*. Хромосомы фиксированы на внутренней поверхности кариотеки к ядерной ламине.

В целом хромосомы в функционирующей клетке обеспечивают синтез РНК, необходимых для последующего синтеза белков. При этом осуществляется считывание генетической информации – ее **транскрипция**. Не вся хромосома принимает в ней непосредственное участие.

Разные участки хромосом обеспечивают синтез различных РНК. Особенно выделяются участки, синтезирующие рибосомные РНК (рРНК); ими обладают не все хромосомы. Эти участки называют *ядрышковыми организаторами*. Ядрышковые организаторы образуют петли. Верхушки петель разных хромосом тяготеют друг к другу и встречаются вместе. Таким образом формируется структура ядра, именуемая *ядрышком* (рис. 23). В нем различают три компонента. Слабоокрашенный компонент соответствует петлям хромосом, фибриллярный – транскрибированной рРНК и глобулярный – предшественникам рибосом.

Ядрышки видны и в световом микроскопе. В зависимости от функциональной активности клетки в образование ядрышка включаются то меньшие, то большие участки организаторов. Иногда их группировка может совершаться не в одном, а в нескольких местах.

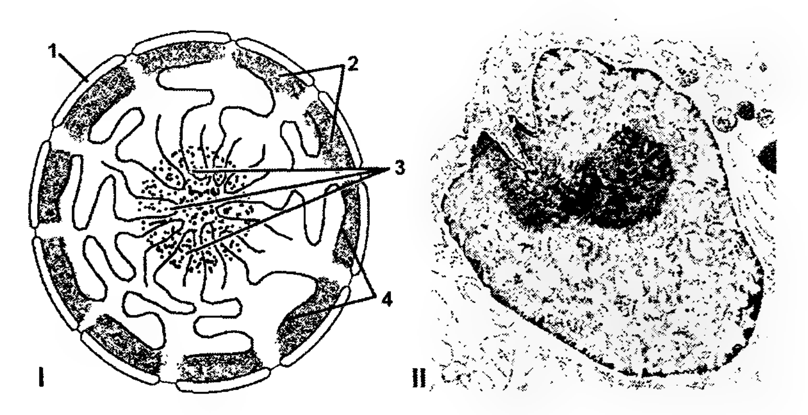


Рис. 23. *Строение ядрышка:*
I – схема: 1 – кариотека; 2 – ядерная ламина; 3 – ядрышковые организаторы хромосом; 4 – концы хромосом, связанные с ядерной ламиной; II – ядрышко в ядре клетки (электронномикроскопическая фотография) (по Б. Албертсу и соавт., с изменениями)

В этих случаях в клетке обнаруживается несколько ядрышек. Области, в которых ядрышковые организаторы активны, выявляют не только на электронно-микроскопическом уровне, но и светооптически при специальной обработке препаратов (особые методы импрегнации серебром).

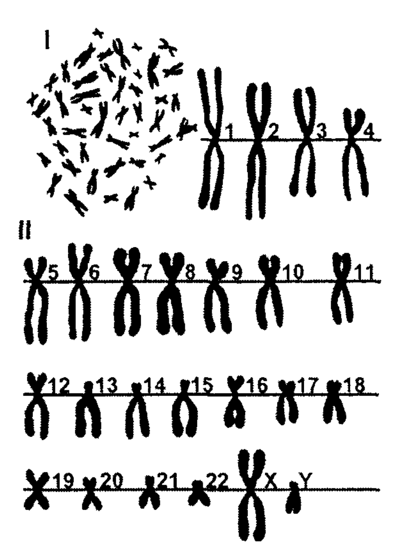
От ядрышка предшественники рибосом перемещаются к поровым комплексам. При прохождении пор происходит дальнейшее формирование рибосом.

Хромосомы являются ведущими компонентами клетки в регуляции всех обменных процессов: любые метаболические реакции возможны только с участием ферментов, ферменты же всегда белки, белки синтезируются только с участием РНК.

Вместе с тем хромосомы являются и хранителями наследственных свойств организма. Именно *последовательность нуклеотидов в цепях ДНК определяет генетический код*. Совокупность всей генетической информации, хранящейся в хромосомах, называют **геномом**. При подготовке клетки к делению геном удваивается, а при самом делении поровну распределяется между дочерними клетками. Все проблемы, связанные с организацией генома и закономерностями передачи наследственной информации, излагаются в курсе генетики.

Кариотип

Метафазное ядро можно выделить из клетки, раздвинуть хромосомы, сосчитать их и изучить их форму. Клетки особей каждого биологического вида имеют одинаковое количество хромосом. Каждая хромосома во время метафазы имеет свои особенности строения. Совокупность этих особенностей обозначается понятием **«кариотип»** (рис. 24). Знание нормального кариотипа необходимо, чтобы выявлять возможные отклонения. Такие отклонения всегда служат источником наследственных заболеваний.



Р и с . 24. *Кариотип человека (здорового мужчины) (по Б. Албертсу и соавт. и В. П. Михайлову, с изменениями)*

Нормальный кариотип (набор хромосом) (*греч.* karyon – ядро ореха, typos – образец) человека включает 22 пары аутосом и одну пару половых хромосом (либо XX у женщин, или же XY у мужчин).

В 1949 г. М. Барр обнаружил в ядрах нейронов кошек особые плотные тельца, которые отсутствовали у самцов. Эти тельца имеются и в интерфазных ядрах других соматических клеток особей женского пола. Они были названы тельцами полового хроматина (тельцами Барра). У человека они имеют диаметр около 1 мкм и лучше всего идентифицируются в нейтрофильных сегментоядерных лейкоцитах, где выглядят в виде «барабанной палочки», связанной с ядром. Различимы они хорошо и в эпителиоцитах слизистой оболочки щеки, взятых путем соскоба. Тельца Барра представляют собой одну инактивированную конденсированную X-хромосому.

ЦИТОПЛАЗМА

Основными структурами цитоплазмы являются гиалоплазма (матрикс), органеллы и включения.

Гиалоплазма

В физико-химическом отношении гиалоплазма (*греч.* hyalos – стекло) представляет собой коллоид, состоящий из воды, ионов и многих молекул органических

веществ. Последние принадлежат ко всем классам – и к углеводам, и к липидам, и к белкам, а также к комплексным соединениям типа гликолипидов, гликопротеинов и липопротеинов. Многие из протеинов обладают ферментативной активностью. В гиалоплазме протекает ряд важнейших биохимических реакций, в частности осуществляется гликолиз – филогенетически наиболее древний процесс выделения энергии (*греч.* glykys – сладкий и lysis – распад), в результате чего шестиуглеродная молекула глюкозы распадается на две трехуглеродные молекулы пировиноградной кислоты с образованием ATP (см. раздел «Основные реакции тканевого обмена»).

Молекулы гиалоплазмы, конечно, взаимодействуют между собой весьма упорядоченно, но характер ее пространственной организации пока недостаточно ясен. Поэтому можно говорить лишь в общих чертах, что гиалоплазма структурирована на молекулярном уровне.

Именно в гиалоплазме взвешены органеллы и включения.

Органеллы

Органеллами называют элементы цитоплазмы, структурированные на ультрамикроскопическом уровне и выполняющие конкретные функции клетки; органеллы участвуют в осуществлении тех функций клетки, которые необходимы для поддержания ее жизнедеятельности. Сюда относятся обеспечение ее энергетического обмена, синтетических процессов, обеспечение транспорта веществ и т. п.

Органеллы, присущие всем клеткам, **называют органеллами общего назначения**, присущие же некоторым специализированным видам клеток – **специальными.** В зависимости от того, включает структура органеллы биологическую мембрану или нет, различают **органеллы мембранные** и **немембранные.**

НЕМЕМБРАННЫЕ ОРГАНЕЛЛЫ

К немембранным органеллам относятся цитоскелет, клеточный центр и рибосомы.

ЦИТОСКЕЛЕТ

Цитоскелет (клеточный скелет), в свою очередь, образован тремя компонентами: *микротрубочками, микрофиламентами и промежуточными филаментами.*

Микротрубочки (рис. 25) пронизывают всю цитоплазму клетки. Каждая из них представляет собой полый цилиндр диаметром 20 – 30 нм. Стенка микротрубочки имеет толщину 6 – 8 нм. Она образована 13 нитями (протофиламентами), скрученными по спирали одна над другой. Каждая нить, в свою очередь, слагается из димеров белка тубулина. Каждый димер представлен α- и β-тубулином. Синтез тубулинов происходит на мембранах гранулярной эндоплазматической сети, а сборка в спирали – в клеточном центре.

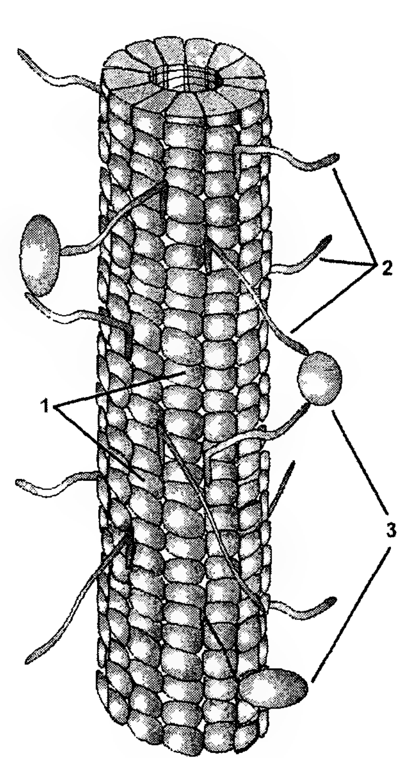


Рис. 25. *Строение микротрубочки:*
1 – тубулиновые субъединицы;
2 – ассоциированные белки;
3 – перемещаемые частицы

Соответственно, многие микротрубочки имеют радиальное направление по отношению к центриолям. Отсюда они распространяются по всей цитоплазме. Часть из них

расположена под плазмалеммой, где они вместе с пучками микрофиламентов участвуют в образовании терминальной сети.

Микротрубочки прочны и образуют опорные структуры цитоскелета. Часть микротрубочек располагается в соответствии с силами сжатия и натяжения, которые испытывает клетка. Особенно хорошо это заметно в клетках эпителиальных тканей, которые разграничивают разные среды организма.

Микротрубочки участвуют в транспорте веществ внутри клетки. Со стенкой микротрубочки одним из своих концов связаны (ассоциированы) белковые молекулы в виде коротких цепочек, которые способны в соответствующих условиях изменять свою пространственную конфигурацию (*конформация белка*). В нейтральном положении цепочка лежит параллельно поверхности стенки. При этом свободный конец цепи может связываться с частицами, которые находятся в окружающем гликокаликсе.

После связывания частицы белок изменяет конфигурацию и отклоняется от стенки, тем самым перемещая за собой и блокированную частицу. Отклоненная цепочка передает частицу той, что свисает над нею, та тоже отклоняется и передает частицу далее. *В связи с наличием конформируемых наружных цепей микротрубочки обеспечивают основные потоки внутриклеточного активного транспорта.*

Структура стенки микротрубочек может меняться при различных воздействиях на них. В подобных случаях может нарушаться внутриклеточный транспорт. К числу блокаторов микротрубочек и, соответственно, внутриклеточного транспорта относится, в частности, алкалоид колхицин.

Промежуточные филаменты толщиной 8 – 10 нм представлены в клетке длинными белковыми молекулами. Они тоньше микротрубочек, но толще микрофиламентов, за что и получили свое название (рис. 26).

Белки промежуточных филаментов принадлежат к четырем основным группам. Некоторые их характеристики приведены в табл. 5. Каждая группа, в свою



Рис. 26. *Промежуточные филаменты в клетке*
(по К. де Дюву, с изменениями)

очередь, включает в себя по нескольку белков (так, известно более 20 видов кератинов).

Каждый белок является антигеном, так что к нему можно создать соответствующее антитело. Если каким-либо образом маркировать антитело (например, прикрепив к нему флуоресцирующую метку), то, вводя его в организм, можно обнаружить локализацию данного белка. Белки промежуточных филаментов сохраняют свою специфичность даже при значительных изменениях клетки, в том числе при ее малигнизации. Поэтому, используя специфические меченые антитела к белкам промежуточных филаментов, можно установить, какие клетки были первичным источником опухоли.

Микрофиламенты – это белковые нити толщиной около 4 нм. Большинство из них образовано молекулами

Таблица 5

Виды промежуточных филаментов
(по Б. Албертсу и соавт.)

Тип филаментов	Образующие полипептиды и их молекулярная масса (кД)	Некоторые структуры, в которых встречаются данные филаменты
I	Кислые, нейтральные и основные кератины (40 – 70)	Эпителиальные клетки и их производные (волосы, ногти и др.)
II	Виментин (53)	Клетки мезенхимного происхождения
	Десмин (52)	Мышечные клетки
	Глиальный фибриллярный кислый белок (45)	Астроциты и леммоциты (Шванновские клетки)
III	Белки нейрофиламентов (60, 100,130)	Нейроны
IV	Ядерные ламины А, В и С (65 – 75)	Ядерная ламина во всех клетках

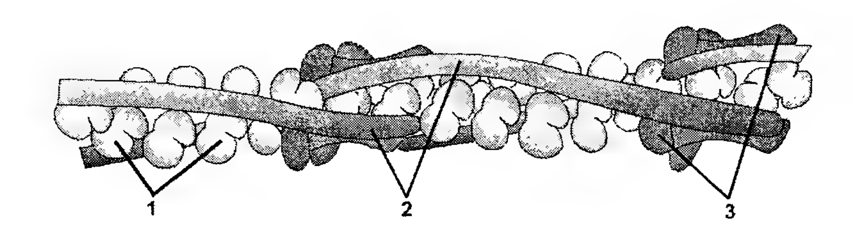


Рис. 27. *Актиновый микрофиламент:*
1 – глобулы актина; 2 – тропомиозин; 3 – тропонины
(по Б. Албертсу и соавт., с изменениями)

актинов, которых выявлено около 10 видов. Кроме того, актиновые филаменты могут группироваться в пучки, образующие собственно опорные структуры цитоскелета.

Актин в клетке существует в двух формах: мономерной (глобулярный актин) и полимеризованной (фибриллярный актин). Кроме непосредственно актина в построении микрофиламентов могут принимать участие и другие пептиды: тропонины и тропомиозин (рис. 27).

Полимерные филаменты актина способны образовывать комплексы с полимерными же молекулами белка *миозина*. Когда миозин присутствует в гиалоплазме в виде мономеров, он не вступает в комплекс с актином. Для полимеризации миозина необходимы ионы кальция. Связывание его происходит с участием тропонина С (по названию элемента кальция), освобождение – с участием тропонина I (ингибиторная молекула), комплексирование с тропомиозином – с участием тропонина Т. После того как возникает актино-миозиновый комплекс, актин и миозин становятся способными смещаться в нем продольно относительно друг друга. Если концы комплекса скреплены с какими-либо другими внутриклеточными структурами, последние сближаются. Это лежит в основе мышечного сокращения.

Микрофиламентов особенно много в области цитоплазмы, относящейся к поверхностному комплексу. Будучи соединенными с плазмалеммой, они способны менять ее конфигурацию. Это важно для обеспечения поступления веществ в клетку посредством пиноцитоза и фагоцитоза. Этот же механизм используется клеткой

ери образовании выростов ее поверхности – ламеллоподий. Клетка может закрепиться ламеллоподией за окружающий субстрат и переместиться на новое место.

КЛЕТОЧНЫЙ ЦЕНТР

Клеточный центр (рис. 28) образован двумя *центриолями* (*диплосома*) и *центросферой*. Свое название органелла получила благодаря тому, что она обычно находится в глубоких отделах цитоплазмы, нередко вблизи ядра или около формирующейся поверхности комплекса Гольджи. Обе центриоли диплосомы расположены под углом друг к другу. Основная функция клеточного центра – сборка микротрубочек.

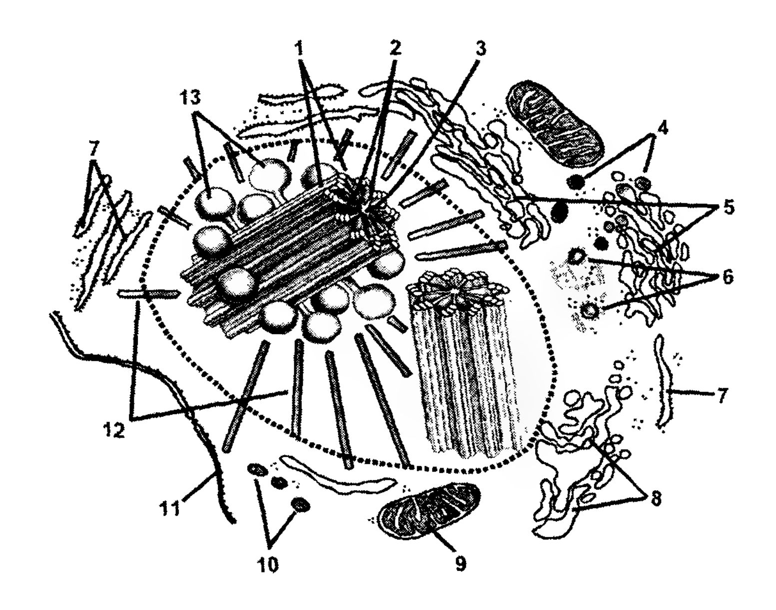


Рис. 28. *Клеточный центр:*
1 – триплеты микротрубочек; 2 – радиальные спицы; 3 – центральная структура «колеса телеги»; 4 – сателлит; 5 – лизосома; 6 – диктиосомы комплекса Гольджи; 7 – окаймленный пузырек; 8 – цистерна гранулярной эндоплазматической сети; 9 – цистерны и трубочки агранулярной эндоплазматической сети; 10 – митохондрия; 11 – остаточное тельце; 12 – микротрубочки; 13 – кариотека (по Р. Крстичу, с изменениями)

Каждая **центриоль** представляет собой цилиндр, стенка которого, в свою очередь, состоит из девяти комплексов микротрубочек длиной около 0,5 мкм и диаметром около 0,25 мкм. Каждый комплекс состоит из трех микротрубочек и поэтому называется *триплетом*. Триплеты, расположенные по отношению друг к другу под углом около 50°, состоят из трех микротрубочек (изнутри кнаружи): полной А и неполных В и С диаметром около 20 нм каждая. От трубочки А отходят две ручки. Одна из них направлена к трубочке С соседнего триплета, другая – к центру цилиндра, где внутренние ручки образуют фигуру звезды или спиц колеса. Каждая микротрубочка имеет типичное строение (см. ранее).

Центриоли расположены взаимно перпендикулярно. Одна из них упирается концом в боковую поверхность другой. Первая называется дочерней, вторая – материнской. Дочерняя центриоль возникает вследствие удвоения материнской. Материнская центриоль окружена электроноплотным ободком, образованным шаровидными *сателлитами*, соединенными плотным материалом с наружной стороной каждого триплета. Средняя часть материнской центриоли может быть также окружена комплексом фибриллярных структур, называемым *гало*. Триплеты микротрубочек объединяются у основания материнской центриоли электроноплотными скоплениями – *корешками* (придатками).

К концу сателлитов и к области гало по цитоплазме транспортируются тубулины, и именно *здесь происходит сборка микротрубочек*. Будучи собранными, они отделяются и направляются в разные участки цитоплазмы, чтобы занять свое место в структурах цитоскелета. Возможно, сателлиты являются и источником материала для образования новых центриолей при их репликации. Область гиалоплазмы вокруг центриолей и сателлита называется *центросферой*.

Центриоли являются саморегулирующимися структурами, которые удваиваются в клеточном цикле (см. раздел «Клеточный цикл»). При удвоении вначале обе центриоли расходятся, и перпендикулярно к базальному

концу материнской возникает мелкая процентриоль, образованная девятью одиночными микротрубочками. Затем к каждой из них путем самосборки из тубулина присоединяются еще две. Центриоли участвуют в образовании базальных телец ресничек и жгутиков и в образовании митотического веретена.

РИБОСОМЫ

Рибосомы (рис. 29) представляют собой тельца размерами 20 × 30 нм (константа седиментации 80). Рибосома состоит из двух *субъединиц* – большой и малой. Каждая субъединица представляет собой комплекс рибосомной РНК (рРНК) с белками. Большая субъединица (константа седиментации 60) содержит три различные молекулы рРНК, связанные с 40 молекулами белков; малая содержит одну молекулу рРНК и 33 молекулы белков. Синтез рРНК осуществляется на петлях хромосом – ядрышковых организаторах (в области ядрышка). Сборка рибосом осуществляется в области пор кариотеки.

Основная функция рибосом – сборка белковых молекул из аминокислот, доставляемых к ним транспортными РНК (тРНК). Между субъединицами рибосомы имеется щель, в которой проходит молекула информационной РНК (мРНК), а на большой субъединице –

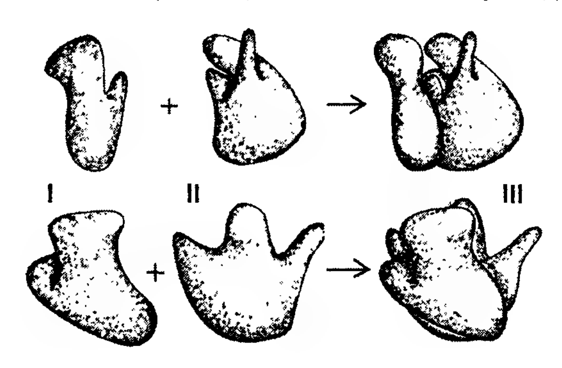


Рис. 29. *Рибосома:*
I – малая субъединица; II – большая субъединица; III – объединение субъединиц; верхний и нижний ряды – изображения в разных проекциях (по Б. Албертсу и соавт., с изменениями)

бороздка, в которой располагается и по которой сползает формирующаяся белковая цепь. Сборка аминокислот производится в соответствии с чередованием нуклеотидов в цепи мРНК. Таким способом осуществляется **трансляция** генетической информации.

Рибосомы могут находиться в гиалоплазме поодиночке либо группами в виде розеток, спиралей, завитков. Такие группы называют *полирибосомами* (*полисомами*). Таким образом, молекула мРНК может протягиваться по поверхности не только одной, но и нескольких рядом лежащих рибосом. Значительная часть рибосом прикреплена к мембранам: к поверхности эндоплазматической сети и к наружной мембране кариотеки. *Свободные рибосомы синтезируют белок, необходимый для жизнедеятельности самой клетки, прикрепленные – белок, подлежащий выведению из клетки.*

Количество рибосом в клетке может достигать десятков миллионов.

МЕМБРАННЫЕ ОРГАНЕЛЛЫ

Каждая мембранная органелла представляет структуру цитоплазмы, ограниченную мембраной. Вследствие этого внутри нее образуется пространство, отграниченное от гиалоплазмы. Цитоплазма оказывается таким образом разделенной на отдельные отсеки со своими свойствами – **компартменты** (*англ.* compartment – отделение, купе, отсек). *Наличие компартментов – одна из важных особенностей эукариотических клеток.*

К мембранным органеллам относятся *митохондрии, эндоплазматическая сеть* (ЭПС), *комплекс Гольджи, лизосомы и пероксисомы.* Некоторые авторы относят к общим органеллам также и *микроворсинки.* Последние иногда причисляют к органеллам специальным, но фактически они встречаются на поверхности любой клетки и будут описаны вместе с поверхностным комплексом цитоплазмы. К. де Дюв объединил ЭПС, комплекс Гольджи, лизосомы и пероксисомы понятием **вакуом** (см. раздел «Комплекс Гольджи»).

МИТОХОНДРИИ

Митохондрии участвуют в процессах клеточного дыхания и преобразуют энергию, которая при этом освобождается, в форму, доступную для использования другими структурами клетки. Поэтому за ними закрепилось ставшее тривиальным образное название «энергетических станций клетки».

Митохондрии, в отличие от других органелл, обладают собственной генетической системой, необходимой для их самовоспроизведения и синтеза белков. Они имеют свои ДНК, РНК и рибосомы, отличающиеся от таковых в ядре и в других отделах цитоплазмы собственной клетки. В то же время митохондриальные ДНК, РНК и рибосомы весьма сходны с прокариотическими. Это послужило толчком для разработки симбиотической гипотезы, согласно которой митохондрии (и хлоропласты) возникли из симбиотических бактерий (Л. Маргулис, 1986). Митохондриальная ДНК кольцевидная (как у бактерий), на нее приходится около 2% ДНК клетки.

Митохондрии (и хлоропласты) способны размножаться в клетке путем бинарного деления. Таким образом, *они являются самовоспроизводящимися органеллами*. Вместе с тем генетическая информация, содержащаяся в их ДНК, не обеспечивает их всеми необходимыми для полного самовоспроизведения белками; часть этих белков кодируется ядерными генами и поступает в митохондрии из гиалоплазмы. Поэтому митохондрии в отношении их самовоспроизведения называют **полуавтономными структурами**. *У человека и других млекопитающих митохондриальный геном наследуется от матери: при оплодотворении яйцеклетки митохондрии спермия в нее не проникают*. Такое, казалось бы, отвлеченное, чисто теоретическое положение в последние годы нашло сугубо практическое применение: исследование последовательности компонентов ДНК в митохондриях помогает выявлять генеалогические связи по женской линии. Это бывает существенным

для идентификации личности. Любопытными оказались и историко-этнографические сопоставления. Так, в древних монгольских сказаниях утверждалось, что три ветви этого народа произошли от трех матерей; исследования митохондриальных ДНК действительно подтвердили, что у представителей каждой ветви они обладают такими особыми чертами, которых нет у других.

Основные свойства митохондрий и функции их структурных компонентов обобщены в табл. 6.

В световом микроскопе митохондрии выглядят в виде округлых, удлиненных или палочковидных структур длиной 0,3 – 5 и шириной 0,2 – 1 мкм. Каждая митохондрия образована двумя мембранами – *внешней* и *внутренней* (рис. 30).

Таблица 6

Морфофункциональная организация митохондрий

Структура	Состав	Функция
Наружная мембрана	Около 20 % всего белка митохондрии Ферменты липидного обмена	Транспорт Превращение липидов в промежуточные метаболиты
Межмембранное пространство	Ферменты, использующие АТР для фосфорилирования других нуклеотидов	Фосфорилирование нуклеотидов
Внутренняя мембрана	Ферменты дыхательной цепи, цитохромы, сукцинатдегидрогеназа Транспортные белки	Создание электрохимического протонного градиента Перенос метаболитов в матрикс и из него
Субмитохондриальные частицы	АТР-синтетаза	Синтез и гидролиз АТР
Матрикс	Ферменты (кроме сукцинатдегидрогеназы) ДНК, РНК, рибосомы, ферменты, участвующие в экспрессии генома митохондрий	Цикл лимонной кислоты, превращение пирувата, аминокислот и жирных кислот в ацетилкоэнзим А Репликация, транскрипция, трансляция

Между ними расположено *межмембранное пространство* шириной 10 – 20 нм. Внешняя мембрана ровная, внутренняя же образует многочисленные *кристы*, которые могут иметь вид складок и гребней. Иногда кристы имеют вид трубочек диаметром 20 – 60 нм. Это наблюдается в клетках, которые синтезируют стероиды (здесь митохондрии не только обеспечивают процессы дыхания, но и участвуют в синтезе этих веществ). Благодаря кристам площадь внутренней мембраны существенно увеличивается.

Пространство, ограниченное внутренней мембраной, заполнено коллоидным *митохондриальным матриксом*. Он имеет мелкозернистую структуру и содержит множество различных ферментов. В матриксе также заключен собственный генетический аппарат митохондрий (у растений, кроме митохондрий, ДНК содержится также и в хлоропластах).

Со стороны матрикса к поверхности крист прикреплено множество электроноплотных субмитохондриальных элементарных частиц (до 4000 на 1 мкм^2 мембраны). Каждая из них имеет форму гриба (см. рис. 30).

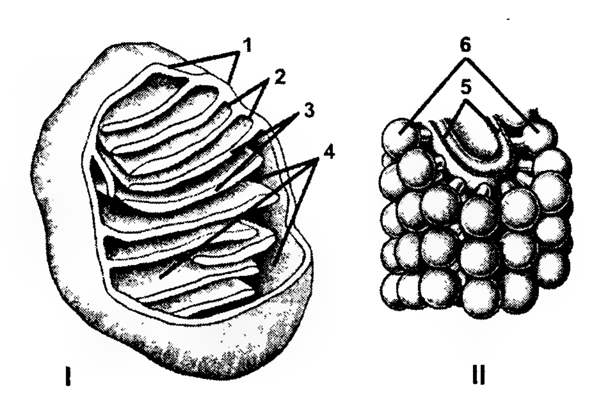


Рис. 30. *Митохондрия:*
I – общая схема строения: 1 – наружная мембрана; 2 – внутренняя мембрана; 3 – кристы; 4 – матрикс; II – схема строения кристы: 5 – складка внутренней мембраны; 6 – грибовидные тельца (по Б. Албертсу и соавт. и по К. де Дюву, с изменениями)

Круглая головка диаметром 9 – 10 нм посредством тонкой ножки диаметром 3 – 4 нм прикрепляется к внутренней мембране. В этих частицах сосредоточены ATP-азы – ферменты, непосредственно обеспечивающие синтез и распад ATP. Эти процессы неразрывно связаны с циклом трикарбоновых кислот (циклом лимонной кислоты, или циклом Кребса, – см. раздел «Основные реакции тканевого обмена»).

Количество, размеры и расположение митохондрий зависят от функции клетки, в частности от ее потребности в энергии и от места, где энергия расходуется. Так, в одной печеночной клетке их количество достигает 2500. Множество крупных митохондрий содержится в кардиомиоцитах и миосимпластах мышечных волокон. В спермиях богатые кристами митохондрии окружают аксонему промежуточной части жгутика. Есть клетки, в которых митохондрии имеют чрезвычайно большие размеры. Такая митохондрия может ветвиться и образовывать трехмерную сеть. Это показано путем реконструкции структуры клетки по отдельным последовательным срезам. На плоском срезе видны лишь части этой митохондрии, что и создает впечатление их множественности (рис. 31).

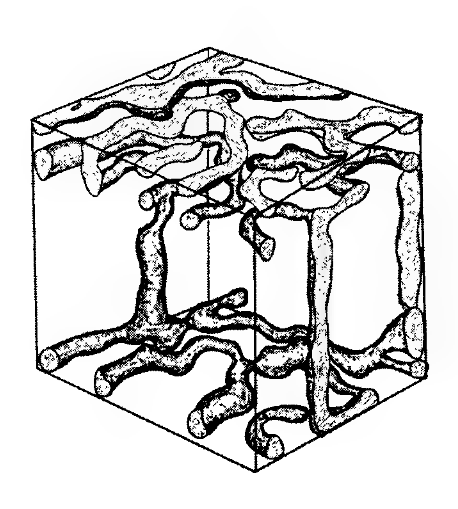


Рис. 31. *Гигантская митохондрия: Реконструкция по серийным электронномикроскопическим фотографиям срезов мышечного волокна (по Ю. С. Ченцову, с изменениями)*

ЭНДОПЛАЗМАТИЧЕСКАЯ СЕТЬ

Эндоплазматическая сеть (ЭПС), или, как ее нередко называют, эндоплазматический ретикулум (ЭР), представляет собой единый непрерывный компартмент, ограниченный мембраной, образующей множество инвагинаций и складок (рис. 32). Поэтому на электронномикроскопических фотографиях эндоплазматическая сеть выглядит в виде множества трубочек, плоских или округлых цистерн, мембранных пузырьков. На мембранах ЭПС совершаются многообразные первичные синтезы веществ, необходимых для жизнедеятельности клетки. Первичными их можно условно назвать потому, что молекулы этих веществ будут подвергаться дальнейшим химическим превращениям в других компартментах клетки.

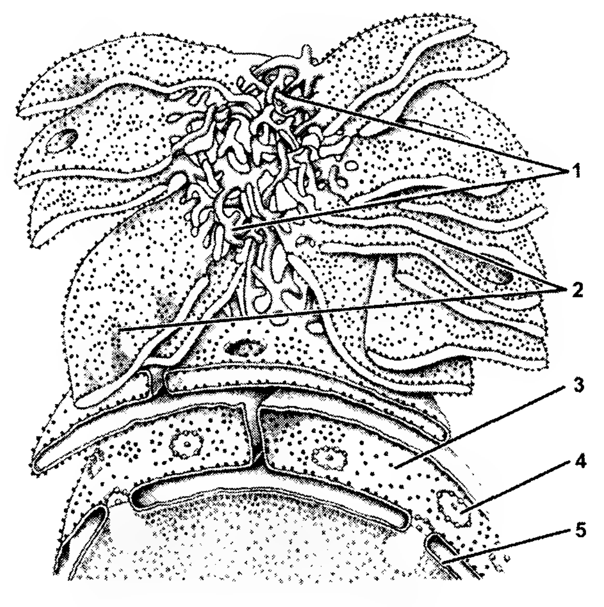


Рис. 32. *Эндоплазматическая сеть:*
1 – трубочки гладкой (агранулярной) сети; 2 – цистерны гранулярной сети; 3 – наружная ядерная мембрана, покрытая рибосомами; 4 – поровый комплекс; 5 – внутренняя ядерная мембрана (по Р. Крстичу, с изменениями)

Большинство веществ синтезируется на наружной поверхности мембран ЭПС. Затем эти вещества переносятся через мембрану внутрь компартмента и там транспортируются к местам дальнейших биохимических превращений, в частности к комплексу Гольджи. На концах трубочек ЭПС они накапливаются и затем отделяются от них в виде транспортных пузырьков. Каждый пузырек окружен, таким образом, мембраной и перемещается в гиалоплазме к месту назначения. Как всегда, в транспорте принимают участие микротрубочки.

Среди продуктов, синтезируемых на мембранах ЭПС, особо отметим те вещества, которые служат материалом для сборки мембран клетки (окончательная сборка мембран осуществляется в комплексе Гольджи).

Различают два типа ЭПС: *гранулярную* (зернистую, шероховатую) и *агранулярную* (гладкую). Обе они представляют собой единую структуру.

Наружная, обращенная к гиалоплазме сторона мембраны **гранулярной ЭПС** покрыта рибосомами. Поэтому при световой микроскопии гранулярная эндоплазматическая сеть выглядит в виде базофильного вещества, дающего положительную окраску на РНК. Здесь осуществляется синтез белков. В клетках, специализирующихся на синтезе белков, гранулярная эндоплазматическая сеть выглядит в виде параллельных окнчатых (фенестрированных), сообщающихся между собой и с перинуклеарным пространством ламеллярных структур, между которыми лежит множество свободных рибосом.

Поверхность **гладкой ЭПС** лишена рибосом. Сама сеть представляет собой множество мелких трубочек диаметром около 50 нм каждая. Между трубочками часто расположены гранулы гликогена. В некоторых клетках гладкая сеть образует выраженный лабиринт (например, в гепатоцитах, в клетках Лейдига), в других – циркулярные пластинки (например, в ооцитах).

На мембранах гладкой сети синтезируются углеводы и липиды, среди них – гликоген и холестерин.

Гладкая сеть принимает участие и в синтезе стероидных гормонов (в клетках Лейдига, в корковых эндокриноцитах надпочечника). Гладкая ЭПС принимает участие также в выделении ионов хлора в париетальных клетках эпителия желез желудка. Являясь депо ионов кальция, гладкая эндоплазматическая сеть участвует в сокращении кардиомиоцитов и волокон скелетной мышечной ткани. Она же разграничивает будущие тромбоциты в мегакариоцитах. Чрезвычайно важна ее роль в детоксикации гепатоцитами веществ, которые поступают из полости кишки по воротной вене в печеночные капилляры.

По просветам эндоплазматической сети синтезированные вещества транспортируются к комплексу Гольджи (но просветы сети не сообщаются с просветами цистерн последнего). К комплексу Гольджи вещества поступают в пузырьках, которые сначала отшнуровываются от сети, транспортируются к комплексу и, наконец, сливаются с ним. От комплекса Гольджи вещества транспортируются к местам своего использования также в мембранных пузырьках. Следует подчеркнуть, что одной из важнейших функций эндоплазматической сети является синтез белков и липидов для всех клеточных органелл.

КОМПЛЕКС ГОЛЬДЖИ

Комплекс Гольджи (аппарат Гольджи, внутриклеточный сетчатый аппарат, КГ) представляет собой совокупность цистерн, пузырьков, пластинок, трубочек, мешочков. В световом микроскопе он выглядит в виде сеточки, реально же представляет собой систему цистерн, канальцев и вакуолей.

Чаще всего в КГ выявляются три мембранных элемента: уплощенные мешочки (цистерны), пузырьки и вакуоли (рис. 33). Основные элементы комплекса Гольджи – диктиосомы (*греч.* dyction – сеть). Число их колеблется в разных клетках от одной до нескольких сотен.

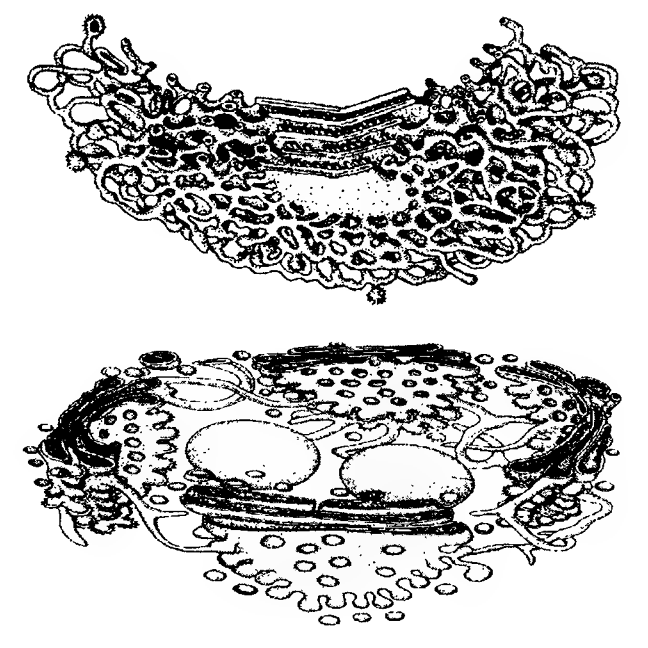


Рис. 33. *Различные формы комплекса Гольджи (по Б. Албертсу и соавт. и по Р. Крстичу, с изменениями)*

Диктиосомы связаны между собой каналами. Отдельная диктиосома чаще всего имеет чашеобразную форму. Она имеет диаметр около 1 мкм и содержит 4 – 8 (в среднем 6) лежащих параллельно уплощенных цистерн, пронизанных порами. Концы цистерн расширены. От них отщепляются пузырьки и вакуоли, окруженные мембраной и содержащие различные вещества.

Множество мембранных пузырьков (в том числе и окаймленных) имеет диаметр 50 – 65 нм. Более крупные секреторные гранулы имеют диаметр от 66 до 100 нм. Часть вакуолей содержит гидролитические ферменты, это предшественники лизосом.

Наиболее широкие уплощенные цистерны обращены в сторону ЭПС. Транспортные пузырьки, несущие вещества – продукты первичных синтезов, присоединяются к этим цистернам. В цистернах продолжается

синтез полисахаридов, образуются комплексы белков, углеводов и липидов, иначе говоря, приносимые макромолекулы модифицируются. Здесь происходит синтез полисахаридов, модификация олигосахаридов, образование белково-углеводных комплексов и ковалентная модификация переносимых макромолекул.

По мере модификации вещества переходят из одних цистерн в другие. На боковых поверхностях цистерн возникают выросты, куда перемещаются вещества. Выросты отщепляются в виде пузырьков, которые удаляются от КГ в различных направлениях по гиалоплазме.

Сторону КГ, куда поступают вещества от ЭПС, называют *цис-полюсом* (формирующаяся поверхность), противоположную – *транс-полюсом* (зрелая поверхность). Таким образом, комплекс Гольджи структурно и биохимически поляризован. По направлению от цис-полюса к транс-полюсу увеличивается толщина мембран (от 6 до 8 нм), а также содержание в них холестерина и углеводных компонентов в мембранных гликопротеинах. Активность кислой фосфатазы, активность тиаминпирофосфатазы уменьшается по направлению от формирующейся поверхности к зрелой. В последней цистерне транс-стороны и окружающих ее окаймленных пузырьках имеется кислая фосфатаза. Это особенно интересно в связи с вопросом о происхождении лизосом.

Судьба пузырьков, отщепляющихся от КГ, различна. Одни из них направляются к поверхности клетки и выводят синтезированные вещества в межклеточный матрикс. Часть этих веществ представляет собой продукты метаболизма, часть же – специально синтезированные продукты, обладающие биологической активностью (секреты). Чаще всего в таких случаях мембрана пузырька сливается с плазмалеммой (есть и другие способы секреции – см. раздел «Экзоцитоз»). В связи с такой функцией КГ часто располагается на той стороне клетки, где происходит выведение веществ. Если оно осуществляется равномерно со всех сторон, КГ представлен множественными диктиосомами, соединенными между собой каналами.

В процессе упаковки веществ в пузырьки расходуется значительное количество материала мембран. Он должен восполняться. *Сборка мембран – еще одна из функций КГ.* Эта сборка совершается из веществ, поступающих, как обычно, от ЭПС. Элементы блоков мембран создаются в полостях диктиосом, затем встраиваются в их мембраны и, наконец, отделяются с пузырьками. Конкретная структура мембраны зависит от того, куда она будет доставлена и где будет использоваться.

Мембраны комплекса Гольджи образуются и поддерживаются гранулярной эндоплазматической сетью – именно на ней синтезируются мембранные компоненты. Эти компоненты переносятся транспортными пузырьками, отпочковывающимися от промежуточных зон сети (транс-слияние), к формирующейся поверхности диктиосомы и сливаются с ней (цис-слияние). От транс-стороны постоянно отпочковываются пузырьки, а мембраны цистерн постоянно обновляются. Они поставляют клеточную мембрану, гликокаликс и синтезированные вещества к плазмалемме. Таким образом обеспечивается обновление плазматической мембраны.

Секреторный путь и обновление мембран представлены на рис. 34.

«Мембраны никогда не образуются de novo. Они всегда возникают из предсуществующих мембран путем добавления дополнительных составных частей. Каждое поколение передает последующему, в основном через яйцеклетку, запас заранее сформированных (предсуществующих) мембран, из которых путем прироста, прямо или опосредованно, образуются все мембраны организма» (К. де Дюв, 1987).

А. Новиков (1971) разработал концепцию ГЭРЛ (Г – (комплекс) Гольджи, ЭР – эндоплазматический ретикулум (сеть), Л – лизосомы). ГЭРЛ (рис. 35) включает в себя последний, зрелый мешочек диктиосомы, неправильной формы, с многочисленными утолщениями (просекреторные гранулы, или конденсирующие вакуоли), которые, отпочковываясь, превращаются в секреторные

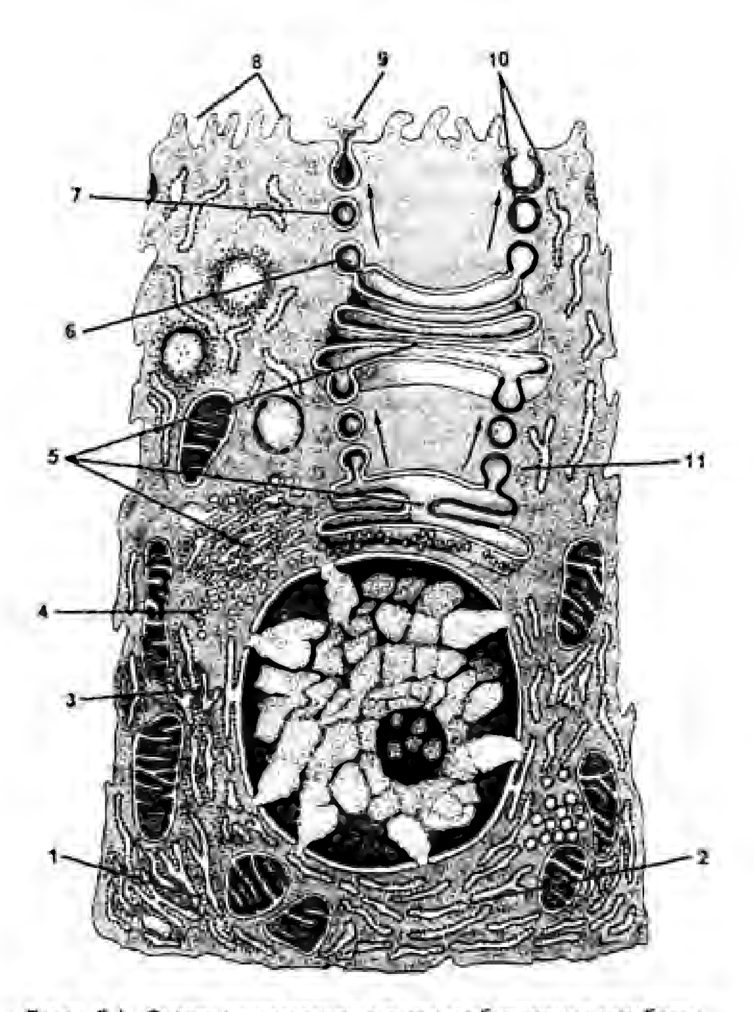


Рис. 3.4. *Схема секреторного пути и обновления мембран:*
1 – область, где происходит синтез белков, предназначенных для экспорта из клетки; 2 – область, где происходит синтез белков, предназначенных для обновления мембран; 3 – область, где происходит гликозилирование (1 + 2 + 3 – гранулярная эндоплазматическая сеть); 4 – транспортные пузырьки, где происходит образование дисульфидных мостиков; 5 – комплекс Гольджи, где происходит добавление липидов, сульфатирования, удаление боковых цепей, терминальное гликозилирование; 6 – просекреторная гранула, где происходит протеолитическая доработка; 7 – секреторная гранула, где происходит концентрация секрета; 8 – плазмалемма; 9 – экзоцитоз; 10 – встраивание в мембрану; 11 – сборка элементов мембраны (по К. де Дюву, с изменениями)

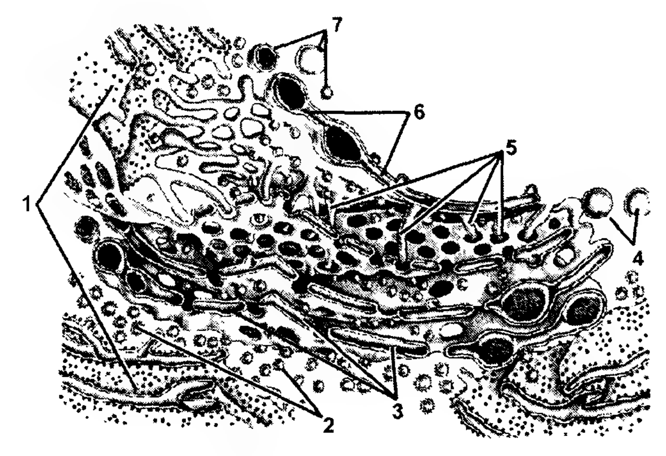


Рис. 35. *Схема комплекса ГЭРЛ (Гольджи, Эндоплазматический Ретикулум, Лизосомы):*
1 – цистерны гранулярной эндоплазматической сети; 2 – транспортные пузырьки; 3 – цис-цистерны комплекса Гольджи; 4 – лизосомы; 5 – соединительные канальцы; 6 – транс-цистерны комплекса Гольджи; 7 – конденсационные секреторные вакуоли (по Р. Крстичу, с изменениями)

гранулы. К нему прилежат лишенные рибосом цистерны гранулярной эндоплазматической сети. Между ГЭРЛ и лежащей под ним цистерной имеются каналы. От ГЭРЛ, содержащего кислую фосфатазу, отпочковываются лизосомы, также содержащие этот фермент.

Возможно, в ГЭРЛ поступают вещества из нижележащих цистерн комплекса Гольджи и непосредственно из прилежащих к нему цистерн эндоплазматической сети. Р. Крстич (1976) указал на наличие прямых каналов между ГЭРЛ и прилежащими цистернами эндоплазматической сети. Кроме того, в поры ГЭРЛ внедряются удлиненные пальцевидные отростки цистерн эндоплазматической сети. От ГЭРЛ отходят пальцевидные отростки, которые внедряются в поры предпоследней цистерны диктиосомы.

Из сказанного ясно, что в КГ не только завершаются многообразные синтезы, но и происходит разделение синтезированных продуктов, сортировка в зависимости от их дальнейшего предназначения. Такая

функция КГ называется **сегрегационной**. Одним из важнейших проявлений сегрегационной функции комплекса Гольджи является сортировка веществ и их передвижение, которые осуществляются с помощью окаймленных пузырьков. Главную роль в этом процессе играют мембранные «адресные метки» – рецепторы, распознающие специфические маркеры по принципу «замок – ключ».

Так, например, лизосомные ферменты сортируются в комплексе Гольджи связанным с мембраной белком-рецептором, который «узнает» маннозо-6-фосфат, отбирает ферменты, способствует их упаковке в пузырьки, окаймленные клатрином. Последние отпочковываются в виде транспортных пузырьков, содержащих в мембране указанный рецептор. Таким образом, они функционируют как челноки, которые доставляют рецептор маннозо-6-фосфата от транс-поверхности комплекса Гольджи к лизосомам и обратно; иными словами, рецептор курсирует между строго специализированными мембранами.

Как уже было отмечено, *комплекс Гольджи является основной структурой вакуома, разделяет его на эндоплазматический и экзоплазматический домены и в то же время объединяет их функционально*. Мембраны эндоплазматического домена отличаются от мембран экзоплазматического. Последние сходны с плазмалеммой. *В настоящее время вакуомом называют вакуолярным аппаратом и включают в него, кроме комплекса Гольджи и ассоциированных с ним вакуолей, лизосом и пероксисом, также фагосомы с эндосомами и саму плазмалемму*.

Вещества циркулируют в клетке, будучи упакованными в мембраны (перемещение содержимого клетки в контейнерах, рис. 36). Комплекс Гольджи (именно ГЭРЛ) является также центром циркуляции мембран. При этом перед возвращением мембраны, отпочковавшейся от плазмалеммы в процессе эндоцитоза, эндосома освобождается от транспортированных в клетку веществ.

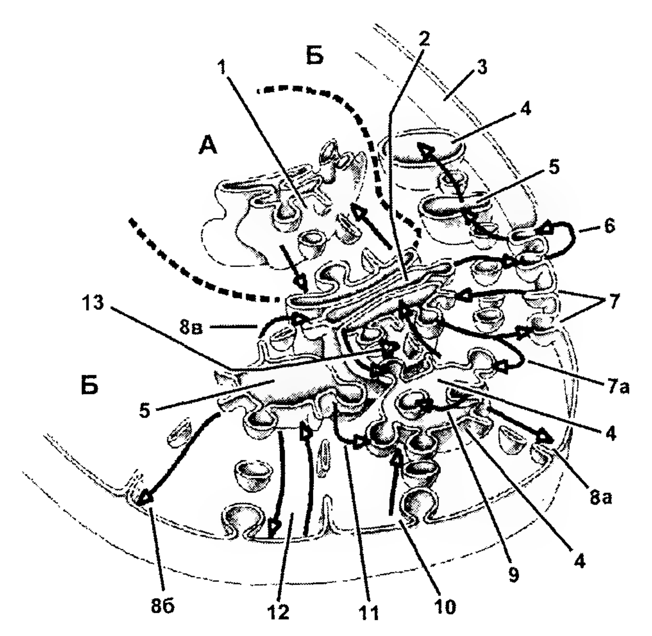


Рис. 36. *Схема передвижения содержимого клетки в контейнерах («челноках»):*
А – эндоплазматический домен; Б – экзоплазматический домен; 1 – эндоплазматическая сеть; 2 – комплекс Гольджи; 3 – плазмалемма; 4 – лизосомы; 5 – эндосомы; 6 – «челнок» Гольджи-лизосома через плазмалемму и эндосому; 7 – «челнок» Гольджи-плазмалемма; 7а – кринофагическое отклонение; 8а, 8б – пути возвращения мембран плазмалеммы; 8в – «челнок» эндосома-лизосома; 9 – аутофагическая сегрегация; 10 – «челнок» плазмалемма-лизосома (в обход эндосомы); 11 – «челнок» эндосома-лизосома; 12 – «челнок» плазмалемма-эндосома; 13 – прямой «челнок» Гольджи-лизосома; стрелки со светлыми концами – пути перемещений (по К. де Дюву, с изменениями)

Положение комплекса Гольджи в клетке обусловлено ее функциональной специализацией. В секретирующих клетках он находится между ядром и поверхностью выведения. Так, в бокаловидных клетках ядро смещено к базальному концу, а комплекс Гольджи находится между ним и апикальной поверхностью. В клетках эндокринных желез, из которых секрет выводится в кровеносные капилляры, со всех сторон окружающие клетку, комплекс Гольджи представлен многими поверхностно лежащими диктиосомами. В гепатоцитах диктиосомы

располагаются группами: одни около билиарных участков, другие около сосудистых. В плазматических клетках при изучении в световом микроскопе комплекс занимает светлую зону около ядра; он окружен гранулярной эндоплазматической сетью и на ее базофильном фоне выглядит как «светлый дворик».

Во всех случаях вблизи комплекса Гольджи концентрируются митохондрии. Это связано с происходящими в нем энергозависимыми реакциями.

ЛИЗОСОМЫ

Каждая лизосома (рис. 37) представляет собой мембранный пузырек диаметром 0,4 – 0,5 мкм. Его содержимое представляет собой гомогенный осмиофильный мелкозернистый материал. В нем содержится около 50 видов различных гидролитических ферментов в дезактивированном состоянии (протеазы, липазы, фосфолипазы, нуклеазы, гликозидазы, фосфатазы, в том числе кислая фосфатаза; последняя является маркером лизосом). Молекулы этих ферментов, как всегда, синтезируются на рибосомах гранулярной ЭПС, откуда переносятся транспортными пузырьками в КГ, где модифицируются. От зрелой поверхности цистерн КГ отпочковываются **первичные лизосомы.**

Все лизосомы клетки формируют лизосомное пространство, в котором с помощью протонного насоса постоянно поддерживается кислая среда – pH колеблется в пределах 3,5 – 5,0. Мембраны лизосом устойчивы к заключенным в них ферментам и предохраняют цитоплазму от их действия. Это связано с особой конформацией молекул лизосомной мембраны, при которой их химические связи скрыты. Повреждение или нарушение проницаемости лизосомной мембраны приводит к активации ферментов и тяжелым повреждениям клетки вплоть до ее гибели.

Функция лизосом – внутриклеточный лизис* (*«переваривание»*) *высокомолекулярных соединений

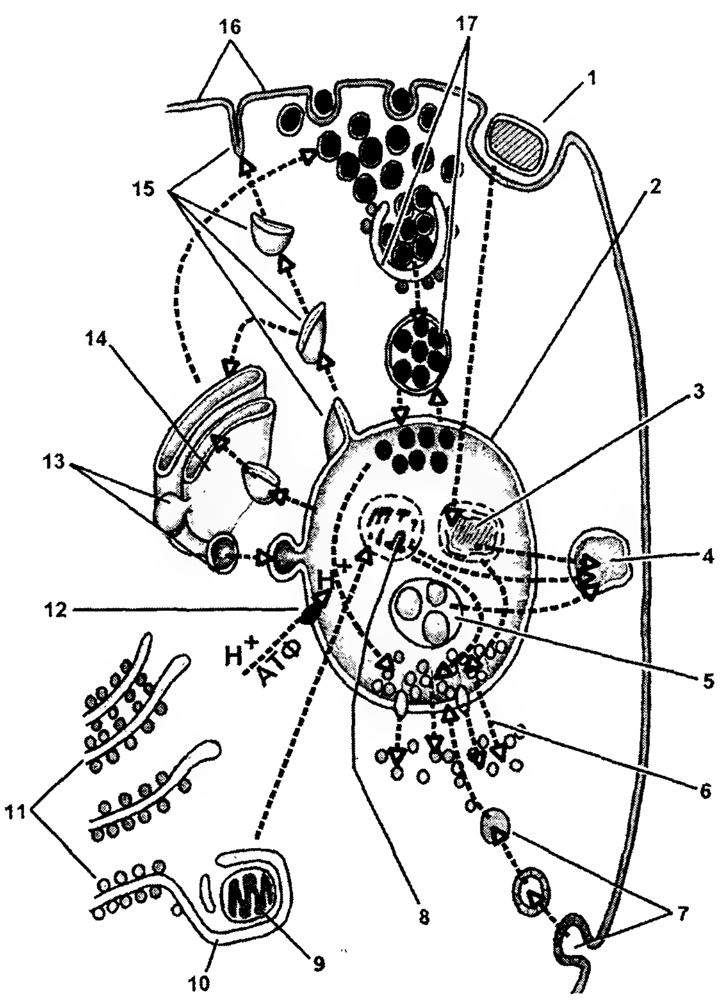


Рис. 37. *Схема строения и функционирования лизосом (возможные пути формирования вторичных лизосом путем слияния мишеней с первичными лизосомами, содержащими новосинтезированные гидролитические ферменты):*

1 – фагоцитоз; 2 – вторичная лизосома; 3 – фагосома; 4 – остаточное тельце; 5 – мультивезикулярное тельце; 6 – очистка лизосом от мономеров; 7 – пиноцитоз; 8 – аутофагосома; 9 – начало аутофагии; 10 – участок агранулярной эндоплазматической сети; 11 – гранулярная эндоплазматическая сеть; 12 – протонный насос; 13 – первичные лизосомы; 14 – комплекс Гольджи; 15 – рециклирование мембран; 16 – плазмалемма; 17 – кринофагия; пунктирные стрелки – направления движения (по К. де Дюву и по Б. Албертсу и соавт., с изменениями)

и частиц. Последними могут быть собственные органеллы и включения или частицы, поступившие в клетку извне в ходе эндоцитоза (см. раздел «Эндоцитоз»). Захваченные частицы обычно окружены мембраной. Такой комплекс называют **фагосомой**.

Процесс внутриклеточного лизиса осуществляется в несколько этапов. Сначала первичная лизосома сливается с фагосомой. Их комплекс называют **вторичной лизосомой (фаголизосомой)**. Во вторичной лизосоме ферменты активируются и расщепляют поступившие в клетку полимеры до мономеров. Это происходит постепенно, поэтому вторичные лизосомы идентифицируются благодаря наличию в них осмиофильного материала различной электронной плотности. Продукты расщепления транспортируются через лизосомную мембрану в цитозоль. Непереваренные вещества остаются в лизосоме и могут сохраняться в клетке очень долго в виде **остаточных телец**, окруженных мембраной.

Остаточные тельца относят уже не к органеллам, а к включениям. Возможен и другой путь превращений: вещества в фагосоме расщепляются полностью, после чего мембрана фагосомы распадается. Фрагменты мембран направляются к КГ и используются в нем для сборки новых. Вторичные лизосомы могут сливаться между собой, а также с другими первичными лизосомами. При этом иногда образуются своеобразные вторичные лизосомы – **мультивезикулярные тельца**.

В процессе жизнедеятельности клетки на разных иерархических уровнях ее организации, начиная от молекул и кончая органеллами, постоянно происходит перестройка структур. Вблизи поврежденных или требующих замены участков цитоплазмы, обычно по соседству с комплексом Гольджи, образуется полулунная двойная мембрана, которая растет, окружая со всех сторон поврежденные зоны (см. рис. 37). Затем эта структура сливается с лизосомами. В такой **аутофагосоме (аутосоме)** совершается лизис структур органеллы.

В других случаях в процессе макро- или микроаутофагии подлежащие перевариванию структуры (например, гранулы секрета) впячиваются в лизосомную мембрану, окружаются ею и подвергаются перевариванию. Образуется аутофагическая вакуоль. В результате множественной микроаутофагии тоже формируются **мультивезикулярные тельца** (например, в нейронах мозга и кардиомиоцитах). Наряду с аутофагией в некоторых клетках происходит и **кринофагия** (*греч.* krinein – просеивать, отделять) – слияние первичных лизосом с секреторными гранулами. В лизосомах необновляющихся клеток в результате многократного аутофагирования накапливается липофусцин – пигмент старения.

Таким образом, *аутофагия представляет собой один их механизмов обновления внутриклеточных структур – внутриклеточную физиологическую регенерацию*. Путем аутофагии устраняются органеллы, утратившие свою активность в процессе естественного их старения. Устраняются также органеллы, ставшие избыточными, если в процессе нормальной жизнедеятельности снижается интенсивность физиологических процессов в клетке. *Аутофагия – один из способов регуляции функциональной активности*. Поскольку изменения последней цикличны, то *аутофагия – один из механизмов реализации биологических ритмов на клеточном уровне*.

В некоторых случаях непереваренные остатки накапливаются в лизосомах, что приводит к их перегрузке («хронический запор»). Выделение непереваренных остатков путем экзоцитоза и их накопление во внеклеточной среде может вызвать повреждение внеклеточных структур. Поэтому этот механизм реализуется редко. Наиболее часто встречаются три типа пищеварительных расстройств клетки: внутриклеточный выброс, внеклеточный выброс и перегрузка (К. де Дюв, 1987).

ПЕРОКСИСОМЫ

Пероксисомы (рис. 38) представляют собой мембранные пузырьки диаметром от 0,2 до 0,5 мкм. Как и лизосомы, они отщепляются от цистерн транс-полюса КГ. Есть также точка зрения, что мембраны пероксисом образуются путем отпочкования от гладкой эндоплазматической сети, а ферменты синтезируются полирибосомами цитозоля, откуда и поступают в пероксисому. Под мембраной пузырька различают центральную более плотную часть и периферическую область.

Различают две формы пероксисом. Мелкие пероксисомы (диаметром 0,15 – 0,25 мкм) имеются практически во всех клетках млекопитающих (и человека), содержат мелкозернистый осмиофильный материал и морфологически мало отличаются от первичных лизосом. Крупные пероксисомы (диаметром более 0,25 мкм) присутствуют лишь в некоторых тканях (печень, почки). В них имеется кристалловидная сердцевина, в которой находятся ферменты в концентрированном виде. Наряду с пероксисомами встречаются и другие мембранные микротельца диаметром от 0,5 до 10 мкм, содержащие различные ферменты.

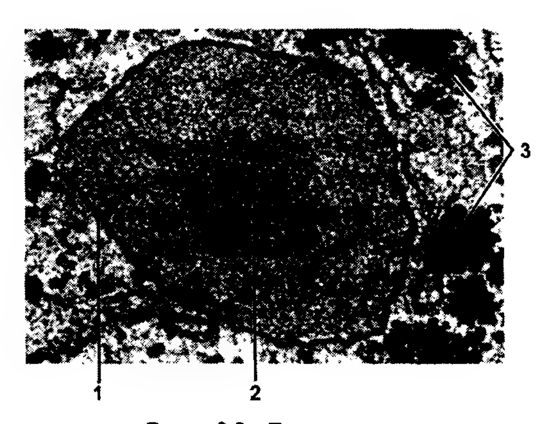


Рис. 38. *Пероксисома:*
1 – мембрана пероксисомы; 2 – кристаллоид; 3 – включения гликогена около пероксисомы (по К. де Дюву, с изменениями)

Пероксисомы содержат ферменты (пероксидазу, каталазу и оксидазу D-аминокислот). Пероксидаза участвует в обмене перекисных соединений, в частности перекиси водорода, которая токсична для клетки. Для биохимических реакций в пероксисомах используется молекулярный кислород. Пероксисомы принимают также участие в нейтрализации многих других токсических соединений, например этанола. Каталаза составляет среди ферментов пероксисом около 40 % всех белков. Пероксисомы участвуют также в обмене липидов, холестерина и пуринов.

Специальные органеллы

Напомним, что органеллы называют специальными, если они есть только у клеток, выполняющих особые специализированные функции. Таковы *щеточная кайма, стереоцилии, базальный лабиринт, реснички, кинетоцилии, жгутики, миофибриллы.*

Среди специальных органелл в настоящем издании будут описаны мерцательные реснички и жгутики, как наиболее распространенные. Описание остальных специальных органелл дано в соответствующих разделах курсов эмбриологии, общей и частной гистологии.

РЕСНИЧКИ И ЖГУТИКИ

Ресничка (рис. 39) представляет собой вырост клетки, окруженный плазмалеммой. У основания реснички на уровне кортикального слоя цитоплазмы находится *базальное тельце* (*кинетосома*), которое образовано девятью периферическими *триплетами* коротких микротрубочек, окружающих один белковый центральный цилиндр. Каждый периферический триплет соединен с ним посредством белковых «спиц».

От каждой наружной микротрубочки отходит отросток, напоминающий флажок. Над базальным тельцем в названный цитоплазматический вырост направляется

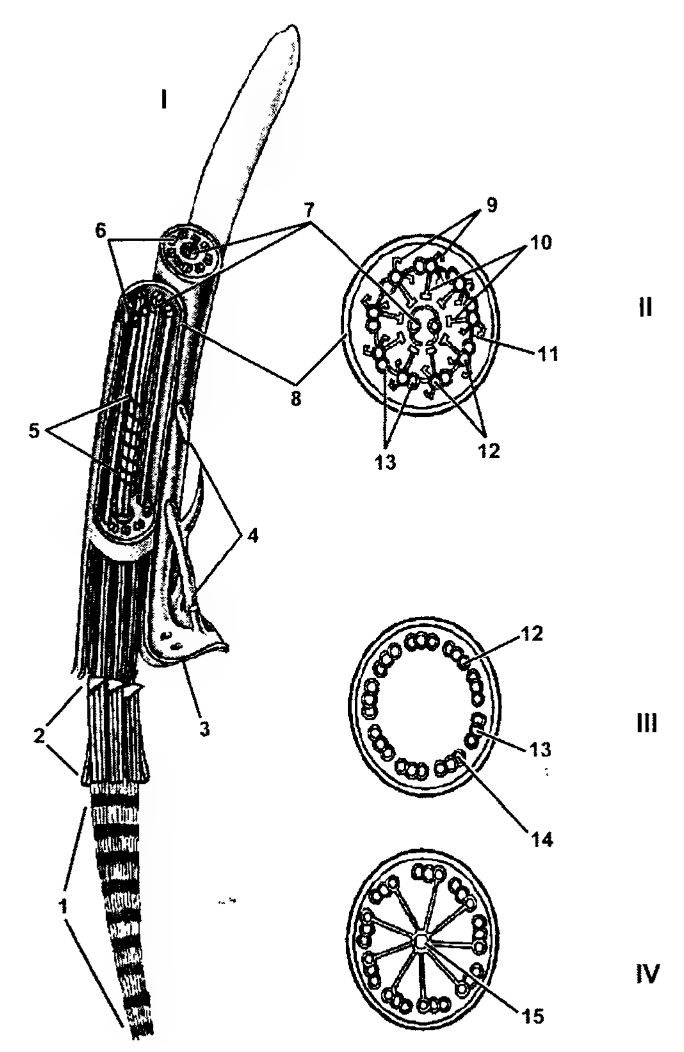


Рис. 39. *Ресничка:*

I – общая структура; II – срез через внеклеточную часть; III – срез через внутриклеточную часть; IV – срез через базальное тельце; 1 – корешок; 2 – базальное тельце; 3 – плазмалемма поверхности клетки; 4 – микроворсинки, окружающие ресничку; 5 – центральная капсула; 6 – дуплеты периферических микротрубочек; 7 – центральная пара микротрубочек; 8 – плазмалемма на поверхности реснички; 9 – динеиновые «ручки»; 10 – радиальная спица; 11 – нексин; 12 – субъединица А; 13 – субъединица В; 14 – субъединица С; 15 – центральный цилиндр (по Р. Крстичу и Ю. С. Ченцову, с изменениями)

осевая нить (осевой филамент, *аксонема*), тоже образованная микротрубочками (строение последних описано ранее). От каждого базального тельца к соседнему (к основанию другой реснички) отходит короткий боковой отросток, а в глубь цитоплазмы – поперечно исчерченный базальный корешок (периодичность исчерченности равна 65 нм).

Сразу над базальным тельцем микротрубочки аксонемы тоже образуют девять периферических триплетов (см. рис. 28), но над уровнем плазмалеммы в периферических комплексах одна из микротрубочек редуцируется; в центральной группе появляется пара микротрубочек, окруженная белковой оболочкой, имеющей вид цилиндра. Поэтому на большей части протяжения реснички тянутся *дуплеты* микротрубочек. Девять дуплетов располагаются на периферии, один – в центре.

В результате на поперечном сечении реснички ее возвышающаяся часть напоминает колесо с девятью спицами, в центре которого лежит нечетко контурирующаяся центральная капсула, окружающая две центральные одиночные микротрубочки, с которыми она связана белковыми отростками. Периферические дуплеты состоят из двух микротрубочек (А и В) и окружают центральную капсулу (см. рис. 39).

От микротрубочки А к центральной капсуле отходит радиальная «спица» с периодичностью расположения вдоль аксонемы, равной 29 нм. По направлению к соседней трубочке В отходит пара «ручек», образованных, как и «спицы», белком динеином с периодичностью 24 нм. Соседние дуплеты микротрубочки соединены между собой с периодичностью 86 нм поперечными мостиками, образованными белком нексином.

Реснички являются производными не только поверхностного комплекса клетки, но и клеточного центра. В начале их развития происходит многократная редупликация центриолей. Новые центриоли парами мигрируют к поверхности клетки. Здесь происходит их модификация.

Одна из центриолей (*проксимальная*) ложится в поверхностном комплексе вблизи от плазмалеммы у основания будущей реснички. Другая центриоль (*дистальная*) ложится между ней и плазмалеммой. Триплеты микротрубочек дистальной центриоли становятся дуплетами, в проксимальной центриоли триплеты сохраняются. В клеточном центре идет сборка микротрубочек, они направляются к дистальной центриоли и наращивают ее длину. Дистальная центриоль растет и влечет за собой плазмалемму. Рост аксонемы в длину происходит за счет полимеризации тубулина у дистальных концов двух внутренних трубочек каждого триплета базального тельца.

Жгутик (flagellum) эукариотической клетки (например, спермия) напоминает ресничку, но он длиннее.

Реснички и жгутики выполняют функцию движения. Все реснички клетки совершают координированные колебания. Это достигается посредством скольжения дуплетов микротрубочек относительно друг друга. Оно обусловлено изменениями конфигурации молекул белка динеина. Динеин обладает аденозинтрифосфатазной активностью. При гидролизе АТР выделяется свободная энергия, за счет которой динеиновые ручки выпрямляются, контактируют с соседним дуплетом микротрубочек и сдвигают его по направлению к верхушке реснички. При регенерации АТР ручки отделяются от соседнего дуплета и опускаются вниз к основанию реснички.

Все реснички клетки совершают координированные колебательные движения. Они похожи на движения рук пловца брассом. Сначала ресничка резко наклоняется над поверхностью клетки. При этом слизь, которой обычно здесь покрыта поверхность, прогоняется в направлении наклона. Далее наклоненная ресничка совершает поворот на 180°. Поскольку она скользит параллельно поверхности клетки, слизь над ней назад не возвращается. Затем ресничка снова выпрямляется и перемещает слизь. Потом начинается новый цикл.

Число ресничек достигает нескольких сотен. Так, до 250 ресничек длиной 5 – 15 мкм и диаметром 0,15 – 0,25 мкм покрывают апикальную поверхность реснитчатых эпителиоцитов верхних дыхательных путей, маточных труб, семявыводящих канальцев.

Включения

Включениями целесообразно называть структурированные на ультрамикроскопическом уровне скопления веществ в клетке, возникающие как продукты ее метаболизма. Будучи продуктами жизнедеятельности клетки, сами включения почти не участвуют в осуществлении тех ее активных функций, которые необходимы для поддержания этой жизнедеятельности. Включения могут активно использоваться клеткой, но это осуществляется благодаря ферментным системам, которыми обладают гиалоплазма и органеллы. Сами включения ферментативной активностью, как правило, не обладают.

В зависимости от состава и от способа использования клеткой среди включений довольно условно различают трофические, пигментные и секреторные. Среди трофических включений упомянем капли жира, гранулы гликогена (см. рис. 38), белковые гранулы. Эти вещества накапливаются в клетке, а затем расходуются ею при возникновении соответствующих функциональных потребностей. Большинство трофических включений лежит в гиалоплазме свободно. Пигментные включения могут лежать и свободно, но могут быть окружены мембраной. Часто мембраной окружены гранулы меланина. Свободно в гиалоплазме предшественников эритроцитов располагается гемоглобин (у низших позвоночных и у птиц также и в самих эритроцитах). Секреторные гранулы отделяются от комплекса Гольджи и несут к плазмалемме синтезированные клеткой вещества; они весьма разнообразны.

Нередко включениями называют структуры, присутствующие в клетке временно. Это неточно. Гемоглобин,

например, присутствует в эритроцитах постоянно, столь же постоянны гранулы меланина в пигментных клетках. В качестве включений рассматривают и остаточные тельца, возникающие после активных процессов фагоцитоза и аутофагии, которые сохраняются в клетке иногда вплоть до ее гибели, но не принимают участия в обеспечении жизнедеятельности.

Совершенно резкую границу между органеллами и включениями провести невозможно. Поэтому в Международной гистологической номенклатуре (Nomina Histologica, London, 1985) перечень их помещен в одном разделе.

ЦЕЛОСТНЫЕ РЕАКЦИИ КЛЕТКИ

Все изменения состояния клетки и превращения веществ в ней в конечном счете слагаются из отдельных звеньев биохимических процессов. В свою очередь, каждый биохимический процесс представляет собой последовательную цепь многих единичных химических реакций. Эти цепи связаны между собой и совершаются в различных компартментах клетки. Все биохимические реакции осуществляются с помощью ферментов.

Детально процессы обмена веществ, в том числе и внутриклеточные, изучаются в курсе биохимии. В настоящем пособии будут рассмотрены не столько эти процессы, сколько участие в них клеточных структур.

Для осуществления биохимических реакций необходимо поступление веществ в клетку – **эндоцитоз**, обмен веществ в клетке – **метаболизм** и выведение продуктов метаболизма – **экзоцитоз**.

ЭНДОЦИТОЗ

Существует несколько способов эндоцитоза (*греч.* endon – внутри, kytos – клетка). Некоторые из них, такие как пассивный и активный трансмембранный транспорт, описаны в разделе «Биологические мембраны».

При эндоцитозе этот транспорт осуществляется плазмалеммой. Кроме того, существуют более сложные способы – **пиноцитоз** (*греч.* pino – пью) и **фагоцитоз** (*греч.* phagos – пожирающий). Обычно под пиноцитозом понимают захват клеткой жидких коллоидных частиц, под фагоцитозом – захват корпускул (более плотных и крупных частиц, вплоть до других клеток). Механизм пино- и фагоцитоза различен.

В общем виде поступление в клетку твердых частиц или капель жидкости извне называется гетерофагией (*греч.* heteros – иной). Этот процесс наиболее широко распространен у простейших, но очень важен и у человека (равно как и у других млекопитающих). Гетерофагия играет существенную роль в защите организма (сегментоядерные нейтрофильные гранулоциты, макрофагоциты), перестройке костной ткани (остеокласты), образовании тироксина фолликулами щитовидной железы, реабсорбции белка и других макромолекул в проксимальном отделе нефрона и других процессах.

ПИНОЦИТОЗ

Для того чтобы внешние молекулы поступили в клетку, они должны быть сначала связаны рецепторами гликокаликса (рис. 40).

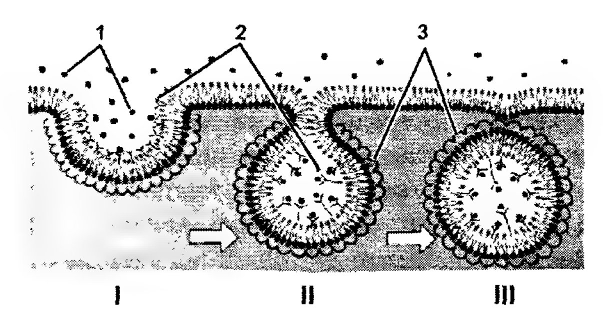


Рис. 40. *Рецепторно-опосредованный эндоцитоз: I – окаймленная ямка; II – промежуточная стадия; III – окаймленный пузырек; 1 – лиганды; 2 – мембранные рецепторы; 3 – клатрин (по Б. Албертсу и соавт., с изменениями)*

В месте такого связывания под плазмалеммой обнаруживаются молекулы белка **клатрина**. Плазмалемма вместе с присоединенными извне молекулами и подстилаемая со стороны цитоплазмы клатрином начинает впячиваться. Впячивание становится все глубже, его края сближаются и затем смыкаются. В результате от плазмалеммы отщепляется пузырек, несущий в себе захваченные молекулы. Клатрин на его поверхности выглядит на электронных микрофотографиях как неровная каемка, поэтому такие пузырьки получили название **окаймленных**.

Клатрин не дает возможности пузырькам присоединяться к внутриклеточным мембранам. Поэтому окаймленные пузырьки могут беспрепятственно транспортироваться в клетке именно к тем участкам цитоплазмы, где должно использоваться их содержимое. Так к ядру доставляются, в частности, стероидные гормоны. Однако обычно окаймленные пузырьки сбрасывают кайму вскоре после отщепления от плазмалеммы. Клатрин переносится к плазмалемме и снова может участвовать в реакциях эндоцитоза.

У поверхности клетки в цитоплазме имеются более постоянные пузырьки – эндосомы. Окаймленные пузырьки сбрасывают клатрин и сливаются с эндосомами, при этом объем и поверхность эндосом увеличиваются. Затем «избыточная» часть эндосомы отщепляется в виде нового пузырька, в котором нет поступивших в клетку веществ, они остаются в эндосоме. Новый пузырек направляется к поверхности клетки и сливается с плазмалеммой. В результате убыль мембраны, возникшая при отщеплении окаймленного пузырька, восстанавливается, при этом в плазмалемму возвращаются и ее рецепторы.

Эндосомы погружаются в цитоплазму и встречаются с лизосомами. Их мембраны сливаются. В возникшей таким образом вторичной лизосоме вещества, поступившие в клетку, подвергаются разнообразным биохимическим превращениям. По завершении процесса

мембрана лизосомы может распадаться на фрагменты, а продукты распада вторичной лизосомы и ее содержимого становятся доступными для внутриклеточных метаболических реакций. Так, например, аминокислоты связываются тРНК и доставляются к рибосомам, а глюкоза может поступать в комплекс Гольджи либо в канальцы агранулярной ЭПС.

Хотя эндосомы и не обладают клатриновой каймой, не все они сливаются с лизосомами. Часть из них направляется от одной поверхности клетки к другой (так происходит, если клетки образуют эпителиальный пласт). Там мембрана эндосомы сливается с плазмалеммой и содержимое выводится вовне. В результате вещества переносятся через клетку из одной среды в другую без изменений. Этот процесс называют **трансцитозом**. Существенно, что путем трансцитоза могут переноситься и белковые молекулы, в частности иммуноглобулины.

ФАГОЦИТОЗ

Если крупная частица имеет на поверхности молекулярные группировки, которые могут распознаваться рецепторами клетки, она связывается. Далеко не всегда чужеродные частицы сами обладают такими группировками. Однако, попадая в организм, они окружаются молекулами иммуноглобулинов (**опсонинами**), которые всегда содержатся и в крови, и в межклеточной среде. Иммуноглобулины всегда распознаются клетками-фагоцитами.

После того как покрывающие чужеродную частицу опсонины связались с рецепторами фагоцита, активируется весь его поверхностный комплекс. Актиновые микрофиламенты начинают взаимодействовать с миозином, и конфигурация поверхности клетки изменяется. Вокруг частицы вытягиваются выросты цитоплазмы фагоцита. Они охватывают поверхность частицы и объединяются над ней. Наружные листки выростов сливаются, замыкая поверхность клетки (рис. 41).

Глубокие листки выростов образуют мембрану вокруг поглощенной частицы – формируется *фагосома*. Фагосома сливается с лизосомами, в результате чего возникает их комплекс – *гетеролизосома* (*гетеросома*, или *фаголизосома*). В ней происходит лизис захваченных компонентов частицы. Часть продуктов лизиса выводится из гетеросомы и утилизируется клеткой, часть же может оказаться не поддающейся действию лизосомных ферментов. Эти остатки, как уже сказано, образуют остаточные тельца.

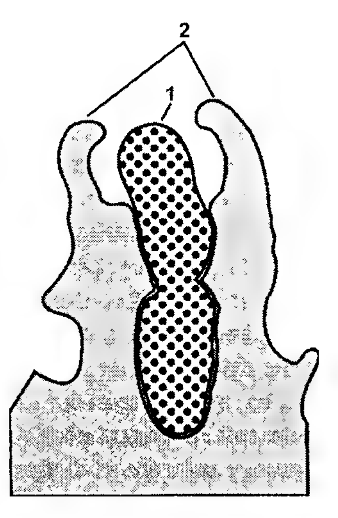


Рис. 41. *Фагоцитоз:*
1 – бактерия;
2 – псевдоподии фагоцита
(по Б. Албертсу и соавт., с изменениями)

Потенциально все клетки обладают способностью к фагоцитозу, но в организме лишь некоторые специализируются в этом направлении. Таковы нейтрофильные лейкоциты и макрофаги. Подробности об этих клетках излагаются в курсе общей гистологии.

ВНУТРИКЛЕТОЧНЫЕ БИОХИМИЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ

Управление внутриклеточными синтезами осуществляется из ядра клетки. На активных участках хромосом синтезируются молекулы РНК. Они транспортируются к поровым комплексам и поступают в цитоплазму. На рибосомах из аминокислот происходит сборка белков, которые в соответствии с их назначением можно отнести к трем группам. Одна группа – это структурные белки, которые используются клеткой для построения собственных органелл; другая – белки, выделяемые клеткой вовне, это ее секреты; третья группа – ферменты, которые обеспечивают все внутриклеточные биохимические

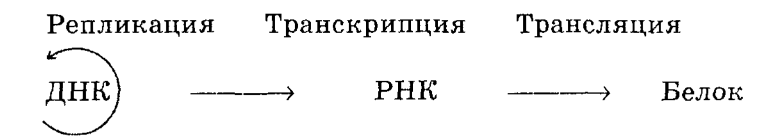
превращения как катализаторы. Часть ферментов остается в цитоплазме. Одни из них функционируют в гиалоплазме, другие же встраиваются в органеллы. Часть ферментов направляется в ядро и там регулирует считывание генетической информации с ДНК и матричный синтез РНК. Также возвращаются в ядро те белки, которые участвуют в построении самих хромосом.

Вещества, которые синтезируются на мембранах ЭПС, поступают в транспортные пузырьки и доставляются к комплексу Гольджи, где происходит их модификация. В комплексе Гольджи осуществляется сегрегация веществ, в результате чего они затем распределяются по клетке в зависимости от дальнейших путей использования (см. рис 36).

СИНТЕЗ БЕЛКОВ

Синтез каждого определенного специфического белка определяется геном. Ген – это участок ДНК, являющийся элементарной частицей генетической информации. Он характеризуется определенной последовательностью нуклеотидов.

Центральная догма современной биологии характеризует одну из основ жизни следующим образом:



Иными словами, **наследственная информация, заключенная в ДНК, передается по наследству благодаря ее самоудвоению (репликации). Генетическая информация, записанная в виде последовательности нуклеотидов ДНК, в процессе транскрипции переписывается в нуклеотидную последовательность РНК, которая, в свою очередь, определяет последовательность аминокислот соответствующей белковой молекулы.**

Благодаря наличию ядерной оболочки в клетках человека (и других эукариот) процессы транскрипции и трансляции проходят в разных структурах и разделены во времени.

Синтез белка (трансляция) связан с процессом **транскрипции** – переписывания информации, хранящейся в ДНК, поэтому мы начинаем описание с последнего.

Транскрипция осуществляется в ядре (рис. 42). Информация о структуре белка, заключенная в ДНК, «переписывается» на *информационную* РНК (мРНК). При этом с одного гена может «переписываться» множество молекул мРНК. Они подвергаются в ядре процессингу, после чего транспортируются из ядра в цитоплазму, где и выполняют свои функции. Процессинг (*англ.* processing – обработка) – совокупность реакций, ведущих к превращению первичных неактивных транскриптов в функционирующие молекулы.

В клетках существует три типа РНК. Среди них *информационная* (мРНК) переносит информацию о нуклеотидной последовательности ДНК к рибосомам. В образовании рибосом участвует *рибосомная* РНК (рРНК). Небольшие *транспортные* РНК (тРНК) выполняют двойную функцию: они присоединяют молекулу аминокислоты, транспортируют ее к рибосоме и узнают триплет, соответствующий этой аминокислоте в молекуле мРНК.

В середине молекулы тРНК имеется группировка из трех азотистых оснований, называемая *антикодоном*. Антикодон может связаться с определенной группировкой трех оснований на мРНК – с *кодоном*. Действительно, после сближения молекул антикодон тРНК узнает кодон мРНК и спаривается с ним.

Генетический код, расшифрованный в 60-х годах XX в. **М. Ниренбергом, У. Холлом и Х. Кораной,** основан на триплетах, или кодонах, – три нуклеотида определяют присоединение к полипептидной цепи одной аминокислоты (табл. 7).

Генетический код отличается рядом важных свойств. Он *триплетен*: именно три нуклеотида определяют присоединение к полипептидной цепи одной

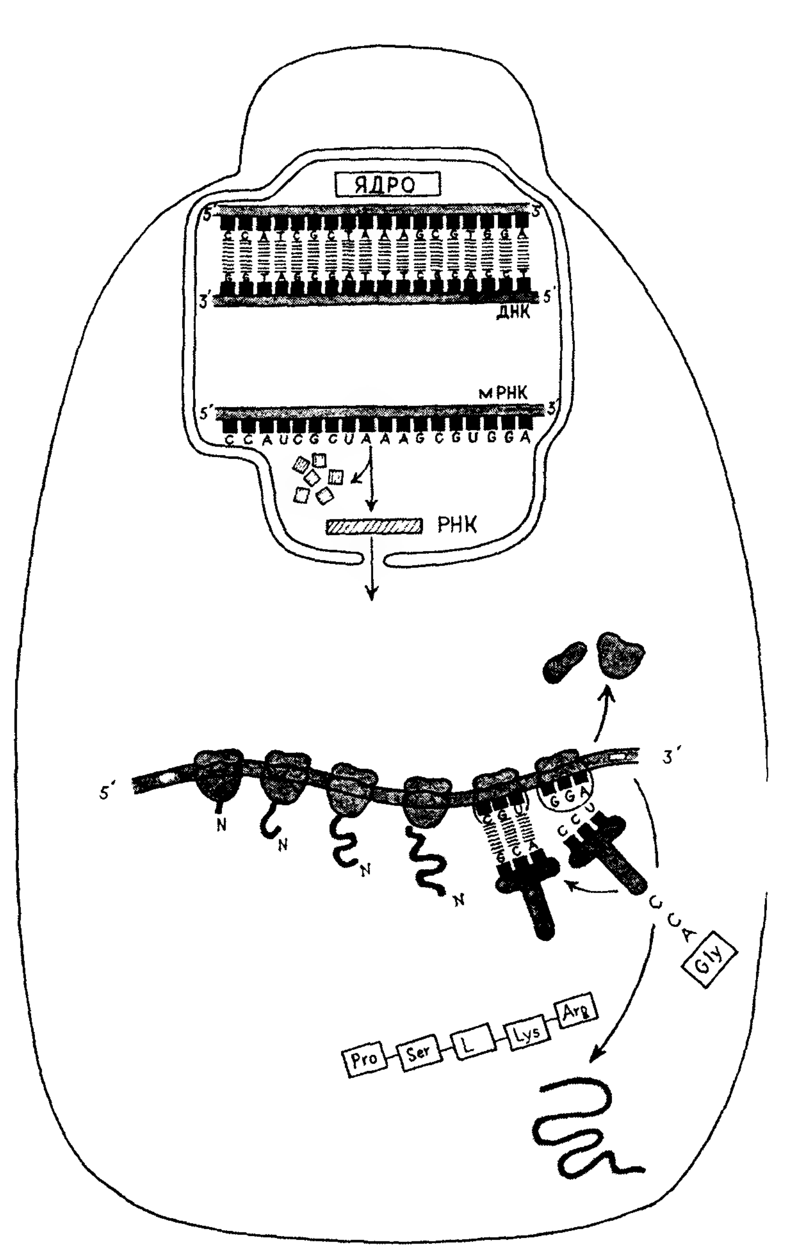


Рис. 42. *Схема синтеза белка*
(объяснения в тексте)

Таблица 7

Генетический код

		2-е положение								
		U		C		A		G		
1-е положение	U	UUU	Phe	UCU	Ser	UAU	Tyr	UGU	Cys	U	3-е положение
		UUC	Phe	UCC	Ser	UAC	Tyr	UGC	Cys	C	
		UUA	Leu	UCA	Ser	UAA	ochre	UGA	opal	A	
		UUG	Leu	UCG	Ser	UAG	amber	UGG	Try	G	
	C	CUU	Leu	CCU	Pro	CAU	His	CGU	Arg	U	
		CUC	Leu	CCC	Pro	CAC	His	CGC	Arg	C	
		CUA	Leu	CCA	Pro	CAA	Gln	CGA	Arg	A	
		CUG	Leu	CCG	Pro	CAG	Gln	CGG	Arg	G	
	A	AUU	Ile	ACU	Thr	AAU	Asn	AGU	Ser	U	
		AUC	Ile	ACC	Thr	AAC	Asn	AGC	Ser	C	
		AUA	Ile	ACA	Thr	AAA	Lys	AGA	Arg	A	
		AUG*	Met	ACG	Thr	AAG	Lys	AGG	Arg	G	
	G	GUU	Val	GCU	Ala	GAU	Asp	GGU	Gly	U	
		GUC	Val	GCC	Ala	GAC	Asp	GGC	Gly	C	
		GUA	Val	GCA	Ala	GAA	Glu	GGA	Gly	A	
		GUG*	Val	GCG	Ala	GAG	Glu	GGG	Gly	G	

Триплетные комбинации азотистых оснований мРНК (U, C, A, G) определяют следующие аминокислоты: Phe – фенилаланин, Leu – лейцин, Ile – изолейцин, Met – метионин, Val – валин, Ser – серин, Pro – пролин, Thr – треонин, Ala – аланин, Tyr – тирозин, His – гистидин, Gln – глутамин, Asn – аспарагин, Lys – лизин, Asp – аспарагиновая кислота, Glu – глутаминовая кислота, Cys – цистеин, Try – триптофан, Arg – аргинин, Gly – глицин. Звездочкой обозначены стартовые кодоны; триплеты ***ochre***, ***amber*** *и* ***opal*** *действуют как стоп-кодоны (по F. Crick)*

аминокислоты. Генетический код *вырожден*, т. е. большинство аминокислот кодируются более чем одним триплетом. При этом одна и та же аминокислота может кодироваться разными триплетами, однако первые два нуклеотида для них всегда одинаковы. Например, триплет -С-С-С- кодирует пролин. Кроме того,

включение пролина может кодироваться триплетами CCU, CCA, CCG. Триплет AUG кодирует первую аминокислоту – метилметионин, с которой начинается синтез полипептидной цепи. Всего в генетическом коде имеется 64 кодона, три из которых (UAA, UGA и UAG) являются стоп-кодонами, завершающими синтез полипептидной цепи.

Генетический код *не перекрывается*, хотя в нем отсутствуют знаки, отделяющие один триплет от другого. Например, в последовательности оснований UUCAUUGUU первые три основания кодируют одну аминокислоту, вторые три – другую и т. д. Не может быть такой ситуации в приведенном примере, когда основание UUC кодирует одну аминокислоту, UCA – другую, а CAU – третью и т. д.

Код *универсален*, т. е. все живые организмы на планете Земля (включая вирусы) имеют один и тот же код. Рамка считывания определяет положение первого нуклеотида кодона гена (или мРНК).

Рибосомная и транспортная РНК (рРНК и тРНК) синтезируются на идентичных генах, которые (в отличие от генов мРНК) в каждой клетке имеются в виде множества копий. При этом рРНК синтезируется на описанных ядрышковых организаторах – участках ДНК, имеющих форму петель, которые находятся в ядрышке. Предшественник рРНК, синтезированный на ядрышковом организаторе, в ядрышке соединяется с рибосомными белками, синтезированными в цитоплазме и транспортированными в ядро, образуя крупные рибонуклеопротеидные частицы. Последние претерпевают процессинг, в результате которого в ядре образуются большая и малая субъединицы рибосом. Предшественники рибосом транспортируются в цитоплазму, где в ходе синтеза белка и происходит сборка самих рибосом.

Синтез самой молекулы белка (см. рис. 42) начинается с того, что молекула тРНК связывается с соответствующей аминокислотой, в результате чего образуется аминоацил-тРНК. Малая субъединица рибосомы

связывается с инициаторной тРНК, несущей молекулу метилметионина. Этот комплекс присоединяется к инициаторному кодону мРНК (AUG). После этого к малой присоединяется большая субъединица рибосомы. Реакции синтеза белка осуществляют рибосомы, которые считывают информацию, заложенную в мРНК, продвигаясь вдоль нее в направлении 5' → 3'.

Рибосома связывает две молекулы тРНК: участок А рибосомы связывает аминоацил-тРНК, участок Р рибосомы – аминоацил-тРНК, связанную с растущей полипептидной цепью. Обе тРНК связываются с соседними кодонами мРНК. К рибосоме подходит следующая аминоацил-тРНК, и образуется первая пептидная связь.

Перемещаясь по цепи мРНК, рибосома присоединяет следующие аминокислоты, которые связываются между собой, а молекулы тРНК отделяются, чтобы вскоре присоединить новую аминокислоту. При достижении рибосомой стоп-кодона синтез прекращается, потому что к стоп-кодонам нет соответствующих антикодонов ни у одной тРНК. Полипептидная цепь отделяется от рибосомы.

Следует отметить, что в приведенном изложении схема белкового синтеза сильно упрощена.

ОСНОВНЫЕ РЕАКЦИИ ТКАНЕВОГО ОБМЕНА

В клетках постоянно осуществляется **метаболизм** (*греч.* metabole – перемена, превращение), или обмен веществ, который представляет собой совокупность процессов *ассимиляции* (реакций биосинтеза сложных биологических молекул из более простых) и *диссимиляции* (реакций расщепления). В результате диссимиляции освобождается энергия, заключенная в химических связях пищевых веществ. Эта энергия используется клеткой для осуществления различной работы, в том числе и ассимиляции.

С точки зрения термодинамики, живой организм (а клетка – элементарная единица строения живого) является открытой регулируемой системой, с точки зрения кибернетики – относительно изолированной системой. Жизнедеятельность клетки как целостной биологической системы происходит в результате сложных взаимодействий всех элементов, ее составляющих. Благодаря постоянному обмену с окружающей средой возникает стационарное состояние системы, то есть «динамическое состояние, при котором в каждый данный промежуток времени система получает от окружающей среды те же количества вещества и энергии, что и возвращает в нее, и, таким образом, концентрация их внутри системы остается неизменной» (Я. Мусил и соавт., 1984). Достижение этого возможно лишь благодаря наличию регуляторных механизмов, которые включаются в ответ на воздействие факторов внешней среды. Еще в XIX веке **Ле Шателье** сформулировал принцип, согласно которому при воздействии на систему какого-либо внешнего фактора, который выводит ее из равновесия, составляющие системы изменяются так, чтобы ослабить или ликвидировать действие данного фактора. Применительно к живой системе используется термин «гомеостаз», введенный в 1929 г. **У. Кенноном.** *Гомеостаз – это способность организма сохранять динамическое относительное постоянство состава и свойств своей внутренней среды.*

В живых организмах возможны два типа реакций: *экзергонические*, протекающие спонтанно, ведущие к уменьшению свободной энергии, и *эндергонические*, которые не могут происходить самопроизвольно и требуют притока энергии извне. Как правило, оба типа реакций сопряжены между собой.

У всех известных на Земле живых организмов энергетические процессы весьма сходны. Все события, протекающие в живых организмах, подчиняются законам термодинамики. **Первый** из них гласит, что энергия не может быть ни создана, ни уничтожена, она может

лишь переходить спонтанно из одной формы в другую, пригодную для выполнения какой-либо работы. Однако первый закон не учитывает фактора времени. Согласно **второму закону термодинамики** все химические и физические процессы, протекающие спонтанно в изолированной системе, направлены в сторону установления равновесия, после достижения которого ее энергия распределена наиболее равномерно и не пригодна для выполнения работы. Согласно этому закону значительная часть полезной энергии при переходе в иную форму теряется в виде энтропии.

Энтропия – это физическая величина, характеризующая рассеяние энергии, переход всех видов энергии в тепловую, которая равномерно распределяется между всеми телами природы. В изолированной системе энтропия возрастает до максимума при достижении равновесия. Иными словами, в изолированной системе во времени возрастает степень неупорядоченности. Термин «энтропия», который был предложен **Р. Клаузиусом** в 1851 г., означает «внутреннее превращение». Величина энтропии определяет ту часть энергии, которая не способна производить работу. *Свободная энергия* – это та часть энергии, которая способна производить работу. Именно свободная энергия и представляет интерес для изучаемого нами предмета.

В отличие от неживых систем живые характеризуются высокой упорядоченностью на всех иерархических уровнях организации – начиная от макромолекул и кончая организмом. Следует подчеркнуть, что с точки зрения термодинамики живая система – открытая (а не изолированная) регулируемая система, которая постоянно выделяет тепловую энергию в окружающую среду и в то же время поддерживает свою собственную упорядоченность. Для этого живая система нуждается в постоянном притоке энергии извне, что ведет к уменьшению ее энтропии. **А. Ленинджер** (1985) пишет: «Живые организмы – это высокоупорядоченные структуры, содержащие колоссальное количество информации и соответственно бедные энтропией».

Энергия Вселенной поступает на Землю в виде солнечной энергии, доступной живым системам, несущим в себе закодированную информацию. Эти системы обладают механизмами связывания, превращения, запасания и использования энергии, благодаря чему возможна жизнедеятельность организмов, то есть их выживание, а также размножение. Наряду с этим существует группа прокариот, способных получать необходимую для синтеза органических веществ энергию в ходе химических реакций неорганических веществ (более подробно об этом рассказано в разделе, посвященном микроорганизмам).

Энергия солнечного света используется живыми организмами на Земле только благодаря фотосинтезу, в ходе которого происходит восприятие энергии электронами хлорофилла и последующее ее преобразование в энергию химических связей глюкозы и других органических соединений. При этом CO_2 фиксируется и выделяется O_2. Реакция выглядит следующим образом:

$$\text{энергия солнечного света} + CO_2 + H_2O \Rightarrow$$
$$\Rightarrow \text{органические вещества} + O_2.$$

Все организмы, неспособные к фотосинтезу, получают энергию за счет потребления зеленых растений (непосредственно или опосредованно). Работа любых механизмов, основанных на потреблении органических веществ, обеспечивается видоизмененной солнечной энергией. И даже в основе каждого нашего движения (будь то биение сердца или движение глаз) лежит луч света, который когда-то упал на зеленый лист и дал энергию электрону, видоизмененную впоследствии в химическую связь. Таким образом, *возбужденный энергией солнечного света электрон хлорофилла является материальной основой всех энергетических процессов, происходящих в живых системах, поскольку любой из этих процессов основан на энергии, которую возбужденный электрон отдает, возвращаясь на свой исходный стационарный уровень*. Ниже мы подробно рассмотрим возможные направления движения такого электрона.

В природе происходит постоянный круговорот углерода, азота и кислорода, который связывает между собой различные живые организмы. В процессе катаболизма поступающие в организм пищевые вещества расщепляются до аминокислот, простых сахаров, жирных кислот и глицерина.

Совокупность биохимических реакций, результатом которых является утилизация энергии химических связей органических веществ, называется *дыханием*. Если этот процесс идет без участия молекулярного кислорода, то это *анаэробное дыхание*, если с участием – *аэробное дыхание*. Анаэробное дыхание гораздо менее эффективно, чем аэробное,– при расщеплении молекулы глюкозы при анаэробном дыхании выделяется 27 ккал, тогда как при аэробном дыхании – 674 ккал.

В результате окисления биологических молекул клетка получает энергию, необходимую для ее жизнедеятельности. Это окисление осуществляется в последовательной цепи катализируемых ферментами реакций, сопряженных с образованием макроэргического соединения – *аденозинтрифосфата* (*АТР*). Ковалентные связи, при гидролизе которых выделяется более 30 КДж/моль энергии, называются макроэргическими. АТР – нуклеотид, состоящий из аденина, рибозы и трех остатков фосфорной кислоты. **АТР является универсальным переносчиком и основным аккумулятором энергии в клетке, которая заключена в высокоэнергетических связях между тремя остатками фосфорной кислоты.** При отщеплении от АТР одной фосфатной группы образуется ADP (аденозиндифосфорная кислота) и фосфат и выделяется свободная энергия, которая используется клеткой для осуществления работы – биосинтез, активный транспорт веществ через биологические мембраны, движение и передача генетической информации. Отщепляющийся неорганический фосфат (Pi) используется для фосфорилирования сахаров, жирных кислот, аминокислот и других продуктов.

АТР является анионом с высоким зарядом (химически высокостабильным), его энергия не рассеивается в виде тепла; благодаря малым размерам молекула АТР легко диффундирует в различные клеточные компартменты; средняя продолжительность «жизни» молекулы АТР около 1/3 сек. Все эти свойства делают его универсальной формой запасания химической энергии в клетке. Наряду с АТР клетка запасает *гуанозинтрифосфат* (*GTP*), который участвует в процессах биосинтеза белка и РНК; *уридинтрифосфат* (*UTP*), участвующий в синтезе пептидогликана клеточной стенки и полисахаридов, различных видов РНК; *цитидинтрифосфат* (*CTP*), участвующий в синтезе липидов и РНК.

В процессах анаболизма происходит биосинтез молекул, который обеспечивается энергией за счет гидролиза АТР, иными словами, анаболизм и катаболизм сопряжены. Биологическое окисление лежит в основе освобождения энергии, заключенной в пищевых веществах.

Напомним, что окисление – это перенос электронов (e^-) от донора к акцептору (биологическое окисление – от субстрата), а восстановление – присоединение электронов. Обычно переносятся два e^- и одновременно отщепляются два протона (H^+) – происходит дегидрирование. Иными словами, *окисление = дегидрированию, а восстановление = гидрированию.*

Ферменты, катализирующие окислительно-восстановительные реакции, то есть биологическое окисление, называются *дегидрогеназами*, или *оксидоредуктазами*. Некоторые из них переносят протоны на коферменты – никотинамидадениндинуклеотид (NAD) или флавинадениндинуклеотид (FAD). NADH и $FADH_2$ передают электроны в дыхательную цепь, а NADPH участвует в биосинтезе.

Схематично катаболизм пищевых веществ можно представить следующим образом (рис. 43). В первой стадии происходит их расщепление до мономеров. У многоклеточных организмов это осуществляется в пищеварительном тракте под воздействием соответствующих

ферментов, после чего полученные мономеры всасываются в кровь (моносахариды и аминокислоты) и в лимфу (жиры). Расщепление экзогенных органических веществ у простейших происходит в пищеварительных вакуолях, с которыми сливаются первичные лизосомы.

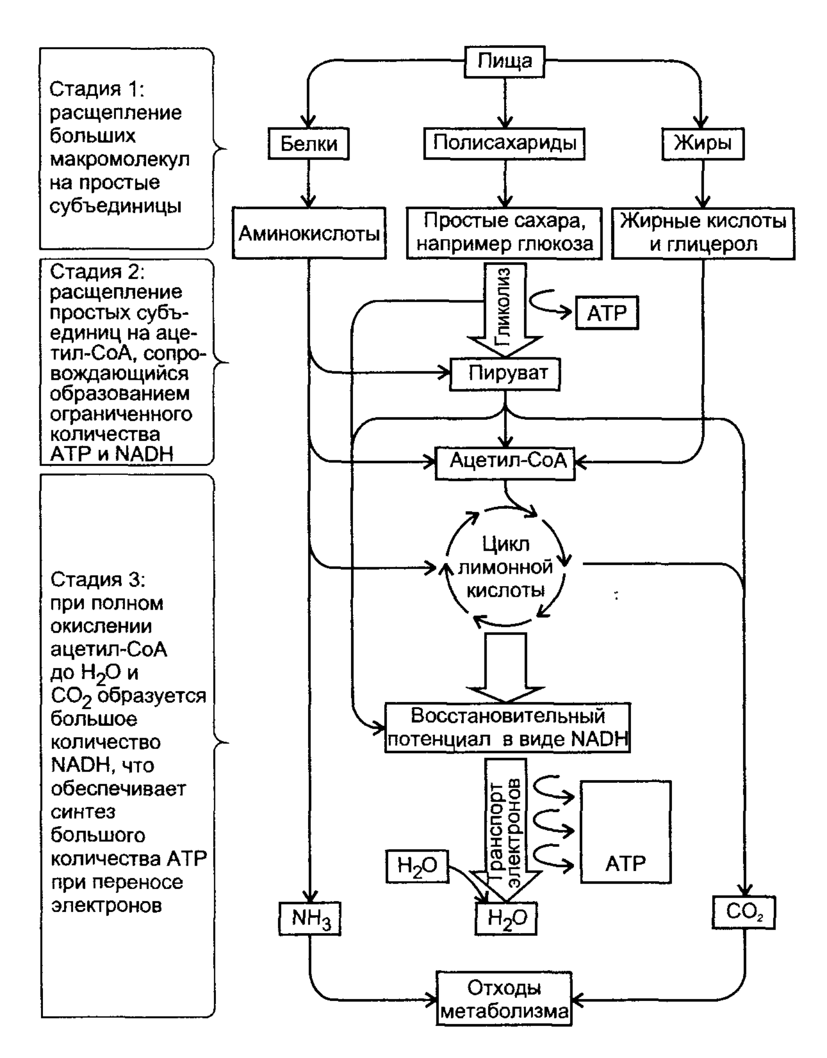


Рис. 43. *Три стадии катаболизма:*
(по Б. Албертсу и соавт., с изменениями)

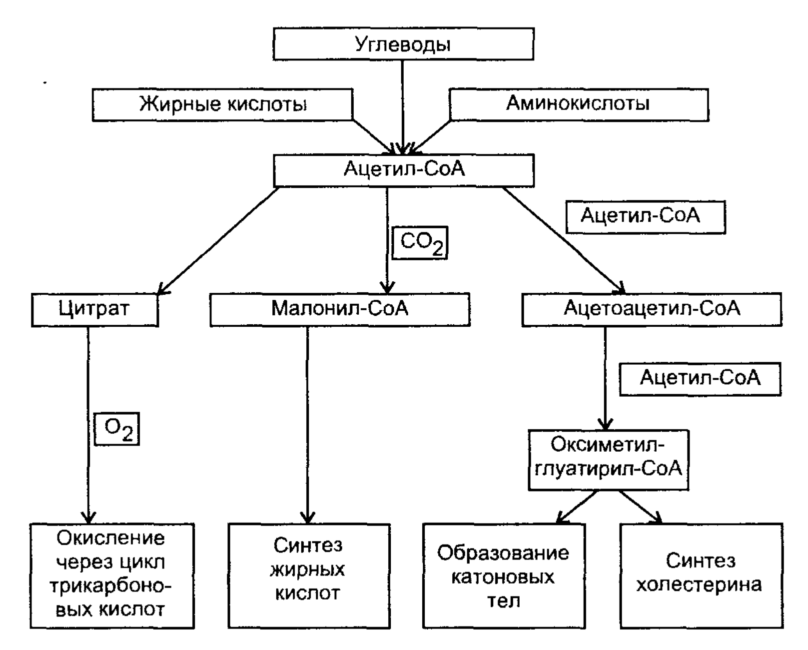


Рис. 44. *Общая схема обмена веществ в клетке и роль СоА в нем (по А. Ленинджеру, с изменениями)*

Во второй стадии, независимо от природы пищевого продукта, образуется ацетилкоэнзим А (ацетил-СоА). Это соединение, а также другие ферменты, включающие в себя СоА, являются ключевыми звеньями множества разнообразных биохимических реакций (рис. 44). В III стадии происходит полное окисление ацетильной группы ацетил-СоА до H_2O и CO_2, при этом большое количество электронов и протонов запасается на молекулах NADH. В дальнейшем энергия электронов используется для образования протонного градиента, что обеспечивает последующий синтез ATP.

Рассмотрим более детально энергетический обмен на примере расщепления глюкозы (рис. 45). Сначала она транспортируется через плазматическую мембрану в цитоплазму клетки. В матриксе цитоплазмы происходит ее бескислородное расщепление, или **гликолиз,** – многоступенчатый ферментативный процесс, в результате которого из одной молекулы глюкозы

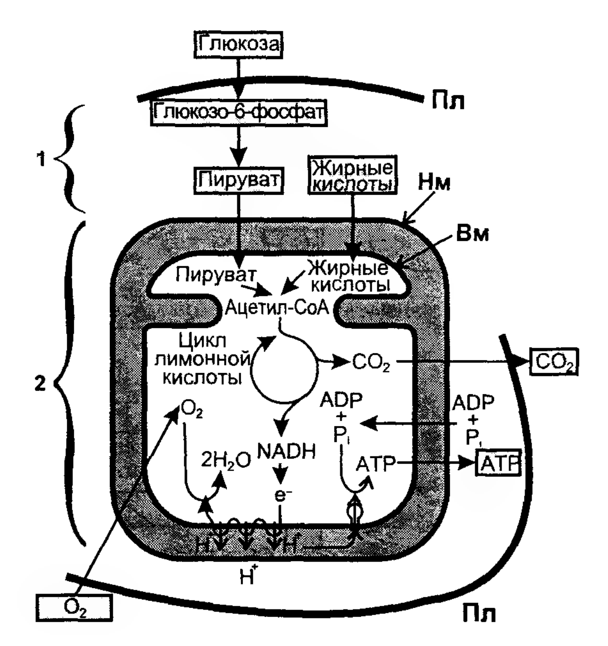


Рис. 45. *Этапы расщепления глюкозы и жирных кислот в клетке: 1 – гликолиз в цитозоле; 2 – окислительное фосфорилирование в митохондриях; Пл – плазмалемма; Вм и Нм – внутренняя и наружная мембраны митохондрии (по Б. Албертсу и соавт., с изменениями). Потоки важнейших метаболитов, поступающих в митохондрию и выходящих из нее. Пируват и жирные кислоты входят в митохондрию и метаболизируются в цикле лимонной кислоты, в котором образуется NADH. Затем в ходе окислительного фосфорилирования богатые энергией электроны NADH передаются на кислород с помощью дыхательной цепи, находящейся во внутренней мембране; при этом благодаря хемиосмотическому механизму образуется ATP. NADH, образованный в цитозоле при гликолизе, тоже передает свои электроны в дыхательную цепь (не показано). Так как NADH не способен проходить через внутреннюю мембрану, перенос его электронов осуществляется непрямым путем – при помощи одной из нескольких челночных систем, транспортирующих в митохондрию другое восстановленное соединение; после окисления это соединение возвращается в цитозоль, где вновь восстанавливается с помощью NADH*

образуются две молекулы пирувата (пировиноградной кислоты – ПВК) и четыре молекулы аденозинтрифосфорной кислоты (ATP). Однако полезный выход ATP при гликолизе одной молекулы глюкозы составляет всего две молекулы, поскольку две молекулы ATP использовались на ранних стадиях процесса (рис. 46).

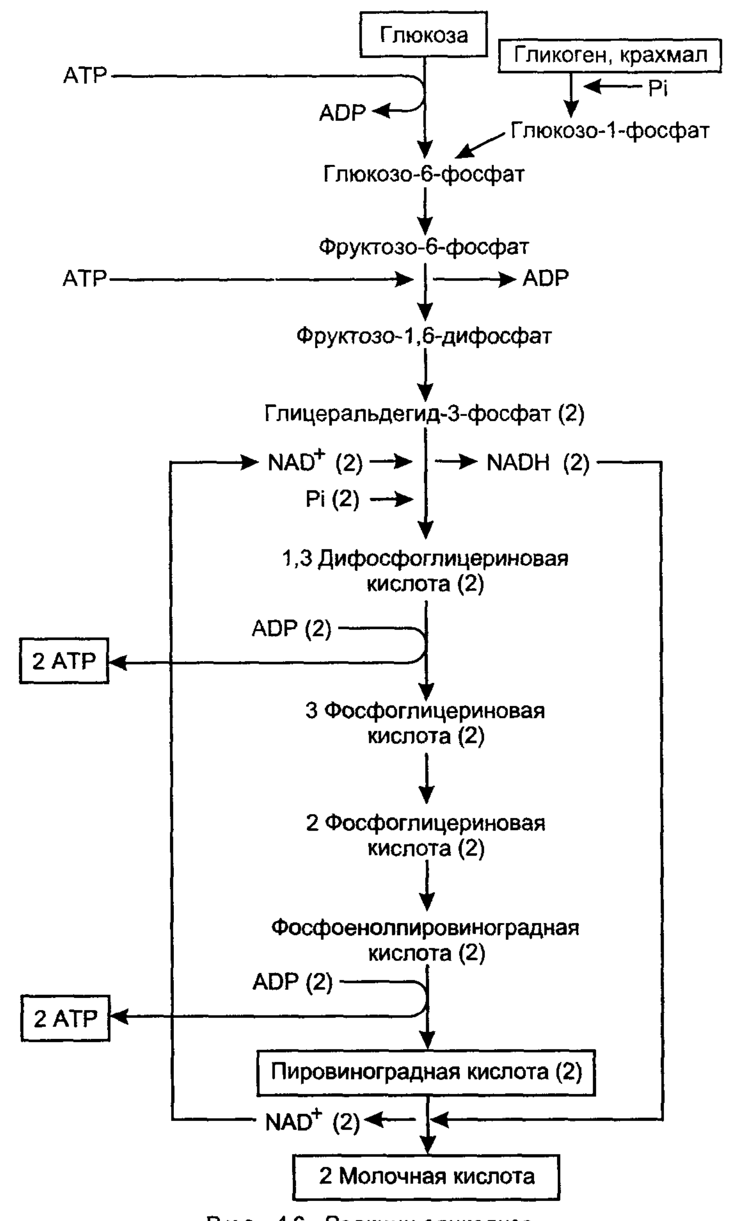


Рис. 46. *Реакции гликолиза.*

В рамки помещены исходные субстраты и конечные продукты гликолиза; цифрами в скобках обозначено число молекул

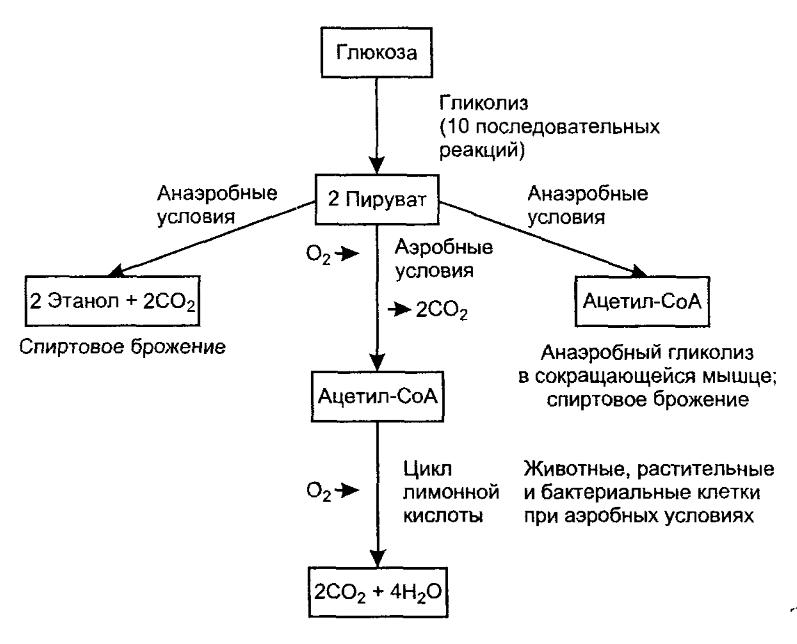


Рис. 47. *Пути использования ПВК (по А. Ленинджеру, с изменениями)*

ПВК является универсальной молекулой, которая используется различными путями в зависимости от организма или условий метаболизма (рис. 47).

Последовательность реакций гликолиза была открыта в тридцатые годы XX в. несколькими учеными (Г. Эмбден, Я.О. Парнас, О. Мейергоф, Л.А. Иванов, С.П. Костычев и А.Н. Лебедев). Процесс начинается с фосфорилирования глюкозы за счет АТР – **первая реакция.** Это *первая* ***пусковая*** *реакция* гликолиза. Ее результатом является глюкозо-6-фосфат, имеющий отрицательный заряд. Следует отметить, что в гликолиз может вовлекаться не только глюкоза, но и другие гексозы (например, фруктоза), однако в результате фосфорилирования и активации все равно образуется глюкозо-6-фосфат.

Во **второй реакции** происходит изомеризация (внутримолекулярные перестройки) глюкозо-6-фосфата во фруктозо-6-фосфат. В **третьей реакции** происходит

фосфорилирование (присоединение остатка ортофосфорной кислоты) фруктозо-6-фосфата с образованием фруктозо-1,6-дифосфата. При этом затрачивается еще одна молекула ATP (уже вторая) – это *вторая* ***пусковая*** *реакция* гликолиза. Она идет в присутствии Mg^{2+} и является необратимой, поскольку сопровождается масштабным уменьшением свободной энергии. В **четвертой реакции** происходит расщепление фруктозо-1,6-дифосфата на две молекулы глицеральдегид-3-фосфата. В **пятой реакции** происходит изомеризация полученных триозофосфатов. На этом заканчивается первая стадия гликолиза – подготовительная (напомним, что эта стадия включает в себя реакции с первой по пятую).

Во второй стадии (она включает в себя реакции с шестой по десятую) гликолиза происходят окислительно-восстановительные реакции, а также реакции фосфорилирования. В **шестой реакции** происходит окисление альдегидной группы до карбоксильной. Выделившийся H^+ акцептируется NAD, который восстанавливается до NADH. Освобождающаяся энергия затрачивается для образования высокоэнергетической связи 1,3-бифосфоглицерата (1,3-бифосфоглицериновая кислота). В **седьмой реакции** фосфорильная группа 1,3-бифосфоглицерата переносится на ADP, в результате чего образуется ATP (напоминаем, что следует иметь в виду две параллельные цепи реакций, с участием двух молекул триоз, образовавшихся из одной молекулы гексозы, следовательно, синтезируется не одна, а две молекулы ATP). В **восьмой реакции** происходит перенос фосфатной группы с третьего атома углерода на второй. В результате образуется 2-фосфоглицерат (2-фосфоглицериновая кислота). **Девятая реакция** сопровождается внутримолекулярными окислительно-восстановительными процессами, в результате которых образуется фосфоенолпируват (фосфоенолпировиноградная кислота) с высокоэнергетической связью во втором атоме углерода и отщепляется молекула воды. В ходе **десятой реакции** фосфорильная группа переносится на ADP. При этом синтезируется ATP и пируват (пировиноградная кислота). Эта реакция также необратима, поскольку высокоэкзергонична.

Если после гликолиза следует аэробное расщепление, пируват мигрирует в матрикс митохондрий, где, взаимодействуя с коэнзимом-А, участвует в образовании ацетил-СоА. В анаэробных условиях пируват при участии NADH восстанавливается до лактата (молочной кислоты), который при этом является конечным продуктом гликолиза. Затем в аэробных условиях лактат может обратно превратиться в пируват и окислиться в митохондриях. Однако бóльшая его часть (около 80%) ресинтезируется в гликоген.

Гликолиз является наиболее быстрым способом получения ATP, однако энергетическая эффективность его невелика. Выход энергии при этом составляет:

$$\text{глюкоза} \rightarrow 2\ \text{молочная кислота} + 2H^+,\ DG^{0'}\ (pH\ 7) = -196\ \text{кДж/моль}.$$

Так как полезный выход ATP при гликолизе одной молекулы глюкозы составляет две молекулы, то КПД этого процесса:

$$ADP + H_3PO_4 \rightarrow ATP + H_2O,\ DG^0\ (pH\ 7) = +\ 34{,}5\ \text{кДж/моль},$$

$$34{,}5\ \text{кДж/моль} \times 2 = 69\ \text{кДж/моль}$$

– составляет ≈ 35%. Несмотря на относительно низкую эффективность, гликолиз имеет большое значение для живых организмов. У анаэробных организмов бескислородное расщепление субстрата является единственным источником ATP. Причем среди таких организмов присутствуют не только прокариоты, но и ряд многоклеточных (например, многие гельминты).

Чрезвычайно важен гликолиз и для аэробных организмов, поскольку позволяет быстро получить ATP в условиях дефицита кислорода. Например, резкое повышение работы скелетных мышц приводит к пропорциональному увеличению метаболизма (эффект Фенна). Соответственно возрастает уровень потребления ATP миоцитами более чем в 100 раз по сравнению с покоем (до 1000). Именно гликолиз обеспечивает значительную часть необходимого при этом ATP, поскольку в ходе его ATP синтезируется в 2 – 3 раза быстрее, чем при аэробном дыхании. Поэтому в саркоплазме миоцитов запасаются

гранулы гликогена, при их гидролизе образуется глюкоза. Однако возможности гликолиза не безграничны. Из-за недостатка кислорода в интенсивно работающих мышцах синтезируется большое количество молочной кислоты, из-за чего развивается метаболический ацидоз, ограничивающий работоспособность мышц (бегун-спринтер не может бежать с максимальной скоростью более 30 секунд). Накопившаяся в мышцах молочная кислота требует окисления, что приводит к резкому усилению вентиляции легких (кому не знакомо тяжелое и частое дыхание после быстрого бега или иной нагрузки?) и последующей мышечной боли, если организм малотренирован. Регулярные физические упражнения позволяют улучшить кровоснабжение мышц и ускорить распад молочной кислоты.

Существует несколько других путей бескислородного расщепления субстрата, более подробно о них рассказано в разделе, посвященном микроорганизмам.

Дальнейшие этапы окисления происходят в митохондриях.

В результате гликолиза освобождается лишь около 5% энергии, заключенной в химических связях молекулы глюкозы, остальная же освобождается в митохондриях в процессе аэробного окисления и тоже запасается в АТР. В митохондриях ADP, соединяясь с остатком фосфорной кислоты, превращается в АТР: АТР → ADP + Pi (Pi – органический фосфат). *В расчете на один моль глюкозы образуется 36 моль АТР.*

Как уже говорилось ранее, химическим итогом второй стадии катаболизма является образование ацетил-СоА. При гликолизе это соединение образуется в результате взаимодействия пирувата с коэнзимом-А. При этом от трехуглеродного пирувата остается двухуглеродная ацетильная группа, которая и присоединяется к КоА, образуя ацетил-СоА. Оставшийся от пирувата атом углерода выделяется в виде молекулы CO_2. Наиболее важным источником энергии в клетке являются жиры, их энергетическая ценность выше, чем ценность гликогена, более чем в 6 раз, а запасы жира в организме человека примерно в 30 раз больше, чем

запасы гликогена. Расщепление жиров идет иначе. Поскольку жиры представляют собой сложные эфиры, при первичном расщеплении образуются жирные кислоты и трехатомный спирт глицерин. Затем жирные кислоты (так же как и пируват) поступают в матрикс митохондрий (мембраны митохондрий проницаемы для этих соединений), где вступают в сложный цикл химических реакций. В результате этих реакций после каждого цикла от молекулы жирной кислоты отделяются два углерода, которые и идут на образование ацетил-CoA (рис. 48).

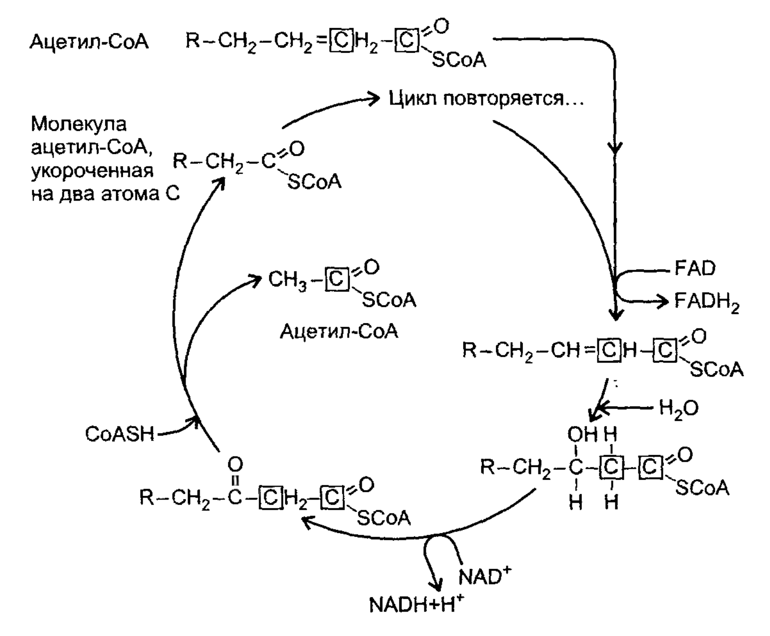


Рис. 48. *Цикл окисления жирных кислот, этапы которого последовательно катализируются в митохондриальном матриксе четырьмя ферментами. За каждый оборот цикла молекула жирной кислоты укорачивается на два углеродных атома (выделены рамкой) и образуется одна молекула ацетил-CoA и по одной молекуле NADH и $FADH_2$. NADH свободно растворяется в матриксе, в то время как $FADH_2$ остается тесно связанным с ферментом ацетил-CoA-дегидрогеназой; два электрона $FADH_2$ быстро переносятся на убихинон, находящийся во внутренней мембране митохондрии, и при этом регенерируется NAD (по Б. Албертсу и соавт., с изменениями)*

Таким образом, при расщеплении жирных кислот используются все атомы углерода, тогда как при гликолизе третья часть углерода теряется в виде CO_2 (в результате окислительного декарбоксилирования пирувата).

Реакции окисления, приводящие к освобождению энергии, осуществляются путем отнятия у окисляемой молекулы отрицательно заряженного электрона, который связан с атомом водорода (H^+). Акцепторами электронов служат молекулы никотинамидадениндинуклеотида (NAD^+) флавинадениндинуклеотида (FAD). Они и присоединяют к себе этот ион водорода (реакция восстановления). Восстановленная молекула никотинамидадениндинуклеотида обозначается как NADH, флавинадениндинуклеотида – $FADH_2$. Все эти процессы осуществляются в матриксе митохондрий при участии находящихся там ферментов в *цикле лимонной кислоты* (его также называют *цикл трикарбоновых кислот* или *цикл Кребса*).

Цикл лимонной кислоты – центральный процесс метаболизма. Открытие цикла Г. Кребсом является одним из наиболее выдающихся достижений современной биохимии, за которое в 1953 г. автор был удостоен Нобелевской премии. Цикл начинается со взаимодействия оксалоацетата (дикарбоновой щавелево-уксусной кислоты) с ацетил-СоА. После этого коэнзим А отделяется, а ацетильная группа (напоминаем, что она образовалась в результате предварительного расщепления углеводов, жиров и аминокислот) участвует в химических превращениях образовавшегося цитрата (трикарбоновой лимонной кислоты) в ходе последующих реакций. По мере осуществления этих реакций оба атома углерода ацетильной группы последовательно отделяются в виде молекул CO_2. Источником кислорода для этого служит вода, а протоны и богатые энергией электроны акцептируются NAD+ и FAD. Кроме того, в ходе каждого цикла синтезируется по молекуле GTP. После освобождения всех атомов присоединенной в начале цикла к оксалоацетату ацетильной группы оксалоацетат восстанавливается, он вновь взаимодействует с ацетил-СоА и присоединяет к себе очередную ацетильную группу.

Рассмотрим этот процесс более подробно. Цикл Кребса происходит в аэробных условиях и включает восемь стадий (рис. 49).

1. Конденсация ацетил-СоА с оксалоацетатом, в результате чего образуется цитрат, а кофермент А освобождается. Реакция катализируется цитрат-синтазой, которая является одним из регуляторных ферментов, лимитирующих скорость цикла Кребса.

2. Превращение цитрата в изоцитрат при участии аконитат-гидратазы (сложного фермента, содержащего Fe^{2+} и кислотолабильные атомы серы, образующие железо-серные центры) через промежуточную стадию цис-аконитата, связанного с ферментом.

3. Дегидрирование (так называется удаление из молекулы атомов водорода) цитрата с образованием α-кетоглутарата и CO_2 при участии изоцитратдегидрогеназы, которая функционирует при наличии Mg^{2+} и Mn^{2+}.

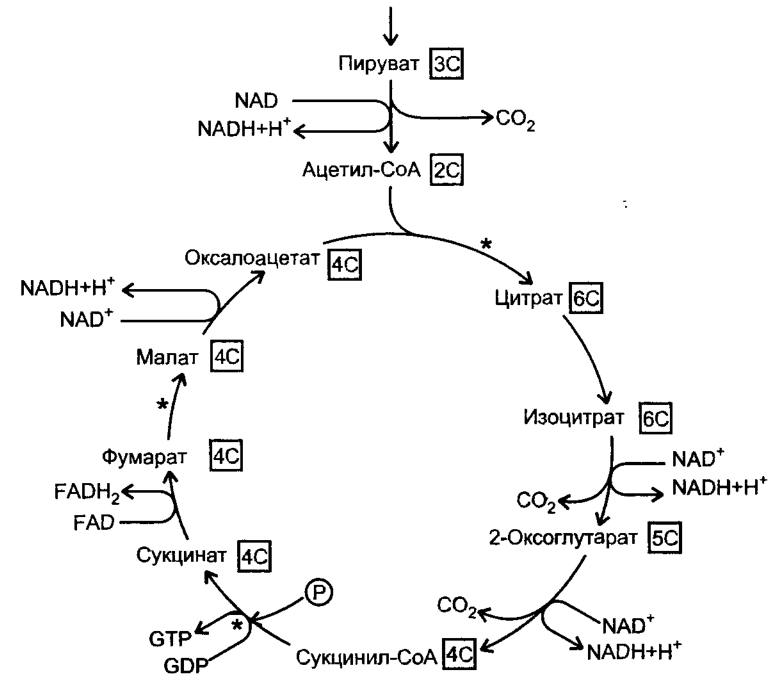


Рис. 49. *Цикл лимонной кислоты (цикл Кребса)*

4. Окислительное декарбоксилирование α-кетоглутарата до высокоэнергетического сукцинил-СоА. Реакция катализируется α-кетоглутаратдегидрогеназным комплексом (Mg^{2+}), который похож на пируватдегидрогеназный комплекс.

5. Превращение сукцинил-СоА под влиянием сукцинил-СоА-синтетазы в сукцинат с отщеплением СоА. Эта реакция сопряжена с образованием гуанозинтрифосфата (GTP) из GDP и фосфата и также катализируется указанным ферментом.

6. Катализируемое сукцинатдегидрогеназой, содержащей ковалентно связанный FAD и два железо-серных центра, дегидрирование сукцината с образованием фумарата.

7. Обратимая гидратация фумарата с образованием L-малата, катализируемая фумарат-гидратазой или фумаразой.

8. Катализируемое NAD – зависимой L-малатдегидрогеназой дегидрирование L-малата с образованием оксалоацетата. Эта реакция замыкает цикл Кребса и поставляет оксалоацетат для нового цикла. Большинство реакций цикла Кребса обратимы.

Итак, *в цикле Кребса не происходит непосредственный синтез ATP. Однако образовавшийся GTP (реакция 5) может участвовать в синтезе ATP. В цикле лимонной кислоты идет окисление молекул, отделение четырех пар H^+, которые используются для восстановления NAD^+ и FAD, перенос четырех пар высокоэнергетических электронов в дыхательную цепь (цепь переноса электронов), откуда они позже передаются на молекулярный кислород – конечный акцептор электронов, в результате чего образуется H_2O.* Речь об этом пойдет ниже.

Основная часть ATP синтезируется в процессе окислительного фосфорилирования. **Дыхательная цепь,** или цепь переноса электронов, является главной системой превращения энергии. Синтез ATP катализируется ферментом ATP-синтетазой. В 1961 г. **П. Митчелл** предложил хемиоосмотическую гипотезу окислительного фосфорилирования применительно к митохондриям.

Согласно этой гипотезе при транспорте электронов по дыхательной цепи протоны «откачиваются» из матрикса на наружную поверхность внутренней мембраны митохондрий (межмембранное пространство), что вызывает возникновение электрохимического протонного градиента по обеим сторонам внутренней митохондриальной мембраны. При возникновении большого протонного градиента протоны начинают перемещаться через ATP-синтетазу в матрикс (кроме этих трансмембранных белков, внутренняя мембрана митохондрий непроницаема для протонов), и энергия их обратного тока расходуется для синтеза ATP. Однако при этом увеличивается концентрация свободных протонов в матриксе, что ингибирует активность ферментов цикла Кребса и тем самым блокирует процесс аэробного дыхания. Чтобы этого не происходило, необходимо постоянно связывать поступившие в матрикс свободные протоны. Именно это и происходит при взаимодействии протонов и утративших энергию электронов, которые, отдав свою энергию для переноса протонов в межмембранное пространство, стали энергетически ненужными, с молекулярным кислородом, что приводит к образованию воды (рис. 50). Таким образом, несмотря на название всего процесса – «кислородное дыхание», O_2 не принимает непосредственного участия в процессах переноса энергии, а лишь выполняет роль своеобразного «мусорщика», связывая «ненужные» протоны и электроны. По существу, *в дыхательной цепи происходит окисление водорода:*

$$H_2 + 1/2\ O_2 \rightarrow H_2O.$$

Однако этот процесс происходит многоступенчато, причем атомы водорода расщепляются на протоны, поступающие в водную среду, и высокоэнергетические электроны, которые транспортируются по дыхательной цепи; выделяемая ими порциями (квантами) энергия расходуется для синтеза ATP из ADP и Pi. Лишь на завершающем этапе в конце дыхательной цепи протоны соединяются с электронами.

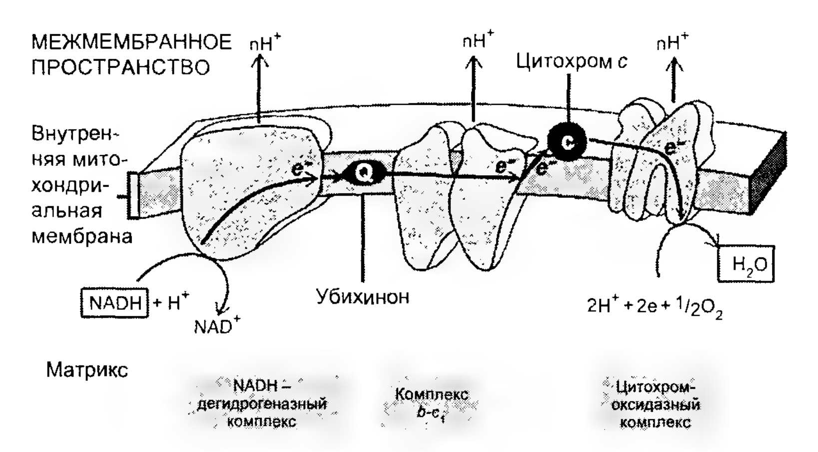


Рис. 50. *Цепь переноса электронов с NADH к O_2 (по Б. Албертсу и соавт., с изменениями и дополнениями)*

В состав **дыхательной цепи** входят два флавопротеидных фермента (сукцинат-дегидрогеназа и NAD-дегидрогеназа), четыре цитохрома, негеминовое железо, медь и кофермент Q (убихинон). Согласно современным представлениям дыхательная цепь состоит из трех основных мембранно-связанных ферментных комплексов. Как и положено всем мембранным молекулам, эти белки обладают высокой латеральной подвижностью и, сталкиваясь между собой, последовательно передают электроны друг другу. При каждом переходе на следующий переносчик электрон теряет часть своей энергии, но оказывается все ближе к межмембранному пространству, соответственно за ним перемещается и противоположно заряженный протон. В итоге вся избыточная энергия электрона затрачивается на «выталкивание» протона в межмембранное пространство. Транспорт электронов от NADH по цепи переносчиков выглядит следующим образом:

1. NADH-дегидрогеназный комплекс, который принимает электроны от NADH и через флавин передает их на переносчик электронов убихинон (в митохондриях и у грамотрицательных бактерий) либо на нафтохиноны (у грамположительных бактерий).

2. Убихинон переносит электроны на димерный комплекс железосодержащих белков – цитохромов. Этот сложный комплекс называется комплекс b-c_1, он передает электроны на небольшой периферический белок цитохром *c*.

3. Цитохром *c* переносит электроны на цитохромоксидазный комплекс, который передает их конечному акцептору электронов – кислороду.

Таким образом, при переходе электронов от одного переносчика к другому их свободная энергия убывает, а освобождающаяся энергия последовательно используется для «откачивания» протонов на наружную сторону мембраны, в результате чего и создается электрохимический протонный градиент. Иными словами, *энергия, освобождаемая в процессе переноса электронов по дыхательной цепи, запасается в форме электрохимического протонного градиента на мембране, в которую встроена дыхательная цепь.*

АТР-синтетаза представляет собой мембранный белковый комплекс, который имеется во всех мембранах, осуществляющих окислительное фосфорилирование. Согласно хемиосмотической гипотезе энергия перемещения протонов через АТР-синтетазу в обратном направлении (с наружной стороны мембраны на внутреннюю) используется для синтеза АТР. Эта гипотеза применима и к синтезу АТР в хлоропластах, с той лишь разницей, что если в митохондриях протоны перед синтезом АТР депонируются в межмембранном пространстве, то в хлоропластах это происходит в полости тилакоидов (более подробно об этом рассказано в разделе, посвященном фотосинтезу).

Однако АТР-синтетаза осуществляет не только синтез, но и гидролиз АТР. И тот и другой процесс сопряжен с передвижением протонов:

$$\mathrm{ADP} + \mathrm{P_i} \underset{\uparrow}{\Leftrightarrow} \mathrm{ATP}$$

АТР-синтетаза.

ЭКЗОЦИТОЗ

Выведение веществ из клетки осуществляется благодаря существованию нескольких механизмов. Один из них – пассивный транспорт вследствие разности концентраций внутри и вне плазмалеммы. Другой – это активный транспорт. Таким путем выводятся из клетки ионы и мелкие молекулы (см. раздел «Биологические мембраны»). Третий механизм обеспечивает выведение крупномолекулярных соединений.

Сначала крупномолекулярные соединения сегрегируются в комплексе Гольджи в виде транспортных пузырьков. Последние с участием микротрубочек направляются к клеточной поверхности. Мембрана пузырька встраивается в плазмалемму, и содержимое пузырька оказывается за пределами клетки (рис. 51).

Слияние пузырька с плазмалеммой может совершаться без каких-либо дополнительных сигналов. Такой экзоцитоз называют **конститутивным.** Так выводится из клетки большинство продуктов ее собственного метаболизма. Ряд клеток, однако, предназначен для синтеза специальных соединений – секретов, которые используются в организме в других его частях. Для того чтобы транспортный пузырек с секретом слился с плазмалеммой, необходимы сигналы извне. Только тогда произойдет слияние и секрет освободится. Такой экзоцитоз называют **регулируемым.** Сигнальные

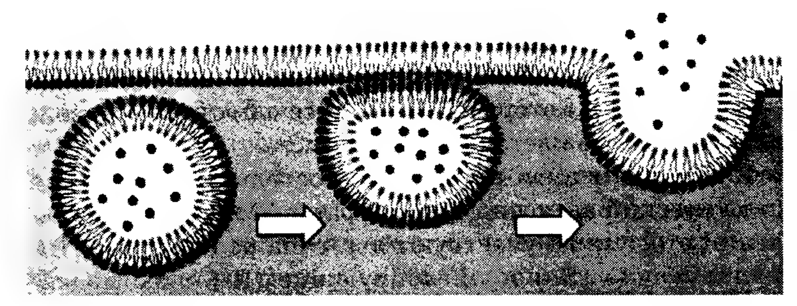


Рис. 51. *Экзоцитоз*
(объяснения в тексте) (по Б. Албертсу и соавт., с изменениями)

молекулы, способствующие выведению секретов, называют *либеринами* (*рилизинг-факторами*), а препятствующие выведению – *статинами*.

Мембрана транспортного пузырька встраивается в плазмалемму и становится ее частью. *И экзоцитоз, и возврат мембран эндосом в нормально функционирующей клетке уравновешены с поглощением мембран в ходе пино- и фагоцитоза.*

ПУТИ ВОСПРИЯТИЯ И ПЕРЕДАЧИ ИНФОРМАЦИИ КЛЕТКОЙ

Регуляция сложных многогранных упорядоченных функций клетки осуществляется посредством сигналов, приводящих в действие внутриклеточные пути передачи информации. Эти сигналы – молекулы, которые распознаются рецепторами, встроенными в плазмалемму. Здесь расположены цепи мембранных белков, взаимодействующих друг с другом. В результате меняется их пространственная конфигурация, и, как следствие этих конформаций, сигналы, воздействующие на клетку извне, преобразуются во внутриклеточные.

Известны два пути передачи сигналов. Принципиально они сходны между собой и включают ряд звеньев: сигнальная молекула (первичный посредник) связывается с рецептором, что приводит к активации белка-преобразователя, передающего сигнал белку-усилителю. Все три указанных белка являются внутримембранными. Фермент-усилитель вызывает образование из фосфорилированного предшественника вторичного посредника (мессенджера), который связывается с протеинкиназой, активирующей клеточные реакции.

В первом пути вторичным посредником является циклический аденозинмонофосфат (cAMP). В осуществлении этого пути участвуют два типа рецепторов: стимулирующие (Rs) и ингибирующие (Ri). Взаимодействие химического стимула с рецептором вызывает конформационные изменения последнего и передается

через мембрану соответственно Gs-белку или Gi-белку, который связывает внутриклеточный гуанозинтрифосфат (GTP). Это, в свою очередь, вызывает новые конформационные изменения Gs-белка, который приобретает способность активизировать фермент аденилатциклазу (Ац). В результате воздействия фермента из ATP образуется циклический аденозинмонофосфат.

Во втором пути передачи информации имеются лишь стимулирующие рецепторы и Gs-белок, а в роли усилителя выступают ферменты гуанилатциклаза (Гц) и фосфодиэстераза (ФДЕ). Последовательность реакций в этом случае такая же, как и в первом пути. ФДЕ расщепляет фосфатидилинозитол-4,5-дифосфат ($ФИФ_2$) на диацилглицерол (ДГ) и инозитолтрифосфат ($ИФ_3$). Гуанилатциклаза превращает GTP в циклический гуанозинмонофосфат (cGMP).

$ИФ_3$ освобождает ионы Ca^{2+} из их внутриклеточных хранилищ, тем самым повышая их концентрацию в цитозоле. Ca^{2+} связывается с определенными белками (например, кальмодулином, тропонином С). Первый активирует протеинкиназу С, второй вызывает мышечные сокращения. ДГ остается в плазмалемме и активирует протеинкиназу, которая фосфорилирует клеточные белки. Далее cGMP активирует специфическую протеинкиназу (G-киназу), которая также фосфорилирует определенные белки. Так, например, cGMP воздействует на Na^+-каналы плазмалеммы палочковых клеток сетчатки глаза. Три указанные молекулы (ДГ, $ИФ_3$, cGMP) являются вторичными посредниками второго пути.

В обоих путях передачи сигналов вторичные посредники связываются с регуляторными субъединицами фермента протеинкиназы (ПК). Это приводит к освобождению ее каталитической субъединицы, которая фосфорилирует определенные белки и благодаря этому активизирует различные клеточные процессы, т. е. вызывает ответ клетки на сигнал (например, сокращение, секрецию, репликацию, транскрипцию, распад гликогена или жиров и т. д.).

Приводим некоторые клеточные ответы на гормоны, опосредуемые cAMP: синтез и секреция тироксина клетками щитовидной железы в ответ на воздействие тиреотропного гормона; секреция кортизола клетками коркового вещества надпочечников в ответ на воздействие АКТГ; секреция прогестерона клетками желтого тела яичника в ответ на воздействие лютеотропного гормона; распад гликогена в мышцах и печени; увеличение частоты и силы сердечных сокращений под влиянием адреналина; резорбция костной ткани под влиянием гормона паращитовидных желез; реабсорбция воды в канальцах нефрона в ответ на воздействие вазопрессина.

Следующие клеточные реакции осуществляются через фосфоинозитидный путь: сокращение гладких миоцитов и секреция инсулина b-клетками островков Лангерганса поджелудочной железы под влиянием ацетилхолина; секреция гистамина тучными клетками при воздействии антигена; секреция тромбоцитами серотонина и фактора роста под влиянием тромбина.

ЖИЗНЕННЫЙ ПУТЬ КЛЕТОК

Как известно, клетки не возникают сами по себе, а образуются только при делении других. После деления во вновь образованной клетке не всегда сразу существуют все системы, обеспечивающие ее специфическую функцию. Должно пройти некоторое время, чтобы сформировались все органеллы и были бы синтезированы все необходимые ферменты. Этот отрезок времени называется *созреванием*. Созревание клетки осуществляется на основе уже сложившейся ее полной детерминации.

Зрелая клетка может функционировать различное время. Некоторые клетки сохраняются в течение всей жизни особи (например, нейроны). Таких видов клеток немного. Большинство клеток гибнет и по мере убыли замещается новыми. Скорость замещения у разных клеток неодинакова.

Конечно, клетка может погибнуть в результате многих внешних случайных причин, например от травмы,

химического или радиационного поражения. В таком случае разрушение клетки происходит хаотично, а продукты ее распада сами оказывают раздражающее действие на окружение. Развивается воспалительная реакция. Подобная *случайная гибель клеток называется некрозом* и служит предметом изучения патологической анатомии.

Большинство клеток, однако, погибает тогда, когда проявляются особые естественные генетические механизмы. *Генетически запрограммированную клеточную гибель называют апоптозом.* Механизм возникновения апоптоза весьма сложен. Каждая клетка несет в хромосомах гены, которые могут запускать синтез ферментов, стимулирующих ее к делению. Есть также гены, которые обеспечивают синтез ферментов, препятствующих делению. Пока клетка функционирует, эти синтезы уравновешены.

Для поддержания жизненного равновесия клетка должна также получать сигналы от других клеток, нередко другого вида. Обычно в качестве сигнальных выступают специфические молекулы олигопептидов. Поскольку они поддерживают жизнь клеток, их назвали *цитокинами*. Известно несколько десятков цитокинов. Действие их разнообразно: на одни виды клеток более сильное, на другие – слабое или даже может и не проявляться. Сейчас при описании межклеточных взаимодействий все чаще применяют термин «*цитокинная сеть*».

В жизненном пути многих видов клеток наступает момент, когда их функциональные возможности исчерпываются. У таких клеток нарушается чувствительность к цитокинам и изменяется соотношение активности генов, обеспечивающих внутреннее равновесие. Гены, обеспечивающие размножение клетки, блокируются. Напротив, гены, обеспечивающие синтез литических ферментов, стимулируются, поступают в ядро и лизируют хроматин.

Хромосомы распадаются, синтезы в клетке прекращаются. Внешние проявления такой гибели клеток разнообразны и известны давно. Их называли пикнозом (сморщивание ядра), хроматолизисом (снижение окрашиваемости ядра), кариорексисом (распад ядра на части).

Лишь недавно было показано, что это частные проявления апоптоза.

Вслед за гибелью ядра разрушается и цитоплазма. Остатки фагоцитируются макрофагами. Материал погибших клеток перерабатывается макрофагами и может выводиться ими на поверхность. В таком случае этот материал может опять использоваться другими клетками. *Вокруг клеток, подвергшихся апоптозу, воспалительный процесс не возникает*, и жизнедеятельность ткани, часть которой составляли погибшие клетки, продолжается без нарушений.

КЛЕТОЧНЫЙ ЦИКЛ

События, изложенные в предыдущем разделе, описывают как бы линейный путь жизни клетки. В результате таких событий численность клеточной популяции должна снижаться. Это действительно происходит в некоторых тканях. В нервной ткани в течение жизни организма нейроны постоянно гибнут, но не восстанавливаются. Количество их при рождении, однако, настолько велико, что до наступления смерти способно обеспечить все необходимые связи и реакции. Такие клеточные популяции называют *стационарными*. Ранее считали, что не восстанавливается численность мышечных клеток сердца – кардиомиоцитов. Однако в 1988 г. **П. П. Румянцев** доказал, что кардиомиоциты также восстанавливаются.

В большинстве клеточных сообществ популяция способна восстанавливаться. Естественно, восстановление ее численности совершается за счет новых клеточных делений. В сообществах, способных поддерживать свою численность, кроме клеток функционирующих, линейно развивающихся и следующих к своей гибели, всегда есть и такие, которые регулярно претерпевают циклические изменения. Подобные клеточные популяции называют *обновляющимися*.

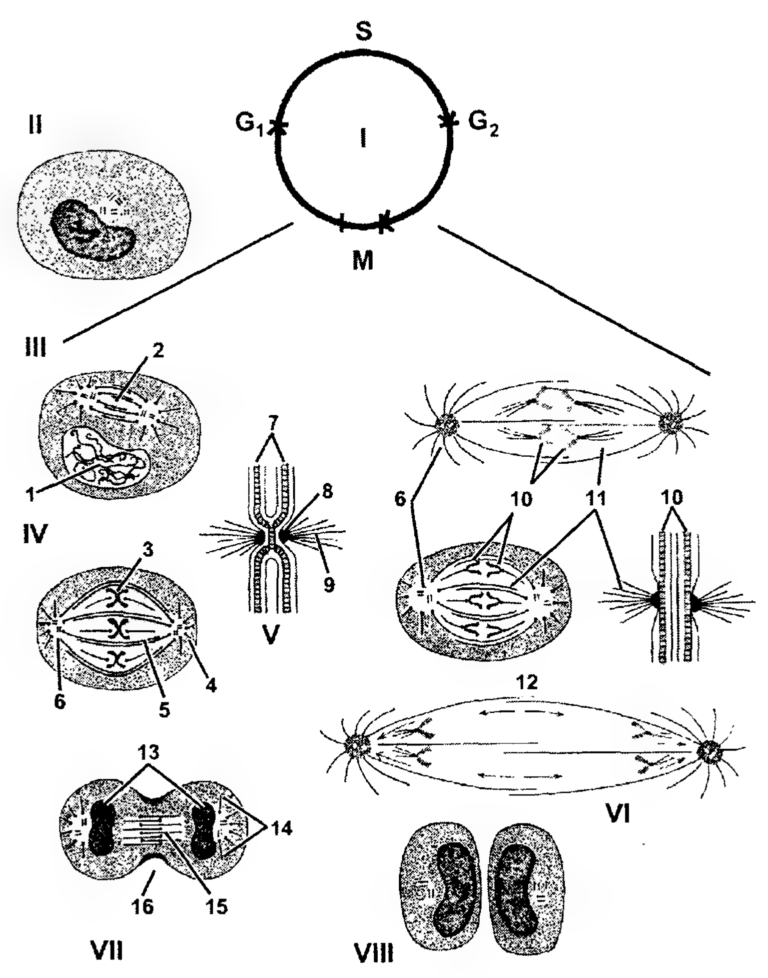


Рис. 52. *Клеточный цикл:*

I – последовательность фаз клеточного цикла; II – клетка в интерфазе после репликации хромосом и центриолей; III – профаза; IV – метафаза; V – метафазная хромосома; VI – анафаза; VII – телофаза; VIII – сестринские клетки; 1 – ядро; 2 – сформировавшееся митотическое веретено; 3 – хромосомы; 4 – астральные микротрубочки; 5 – полюсные микротрубочки; 6 – полюс веретена; 7 – хроматиды; 8 – центромера; 9 – центромерные микротрубочки; 10 – сестринские хроматиды; 11 – центромерные (кинетохорные) микротрубочки; 12 – раздвижение полюсов в анафазе; 13 – вновь образованные ядра; 14 – восстановление интерфазных микротрубочек, растущих от центросомы; 15 – остатки полюсных микротрубочек; 16 – борозда деления (по Б. Албертсу и соавт., с изменениями)

Клеточный цикл (рис. 52) представляет собой совокупность процессов, происходящих в клетке при подготовке ее к делению и во время собственно деления, в результате чего материнская клетка делится на две дочерние. В цикле выделяют две фазы: автосинтетическую, или *интерфазу* (подготовка клетки к делению), включающую пресинтетический (G_1, *англ.* gap – промежуток), синтетический (S) и постсинтетический (G_2) периоды, и деление клетки – *митоз.*

Хайфлик высказал точку зрения, согласно которой клетки от начала своего возникновения после первого деления могут проходить несколько десятков клеточных циклов. После этого они погибают. Полагали, что утрата клетками способности вступать в новые циклы и делиться – одна из причин старения организма. Гипотеза эта была высказана в качестве экстраполяции наблюдений в клеточных культурах фибробластов in vitro; полагали, что и в живом организме дело должно обстоять так же. Реальными наблюдениями in vivo гипотеза пока не подтверждена.

Интерфаза

Интерфаза – последовательность событий, подготавливающих митоз. Весьма важным в интерфазе является **матричный синтез ДНК** и **удвоение хромосом** – **S-фаза**. Промежуток между делением и наступлением S-фазы называется **фазой G_1** (постмитотическая, или пресинтетическая фаза), а между S-фазой и митозом – **фазой G_2** (постсинтетическая, или премитотическая фаза). В течение фазы G_1 клетка диплоидна, в течение фазы S плоидность возрастает до четырех, в фазе G_2 клетка тетраплоидна.

В интерфазе скорость биосинтетических процессов возрастает в направлении $G_1 \rightarrow S \rightarrow G_2$. В это время удваивается масса клетки и всех ее компонентов, а также происходит удвоение центриолей (рис. 53).

В течение пресинтетической фазы G_1 в клетке уже усилены биосинтетические процессы и происходит подготовка к удвоению ДНК. При этом развиваются

преимущественно те органеллы, которые необходимы для синтеза ферментов, обеспечивающих, в свою очередь, предстоящее удвоение ДНК (прежде всего это рибосомы). На материнской центриоли клеточного центра увеличивается количество сателлитов. Фаза G_1 длится от нескольких часов до суток и более.

Общая сущность S-фазы уже раскрыта в предыдущем абзаце. Само удвоение (репликация) хромосом

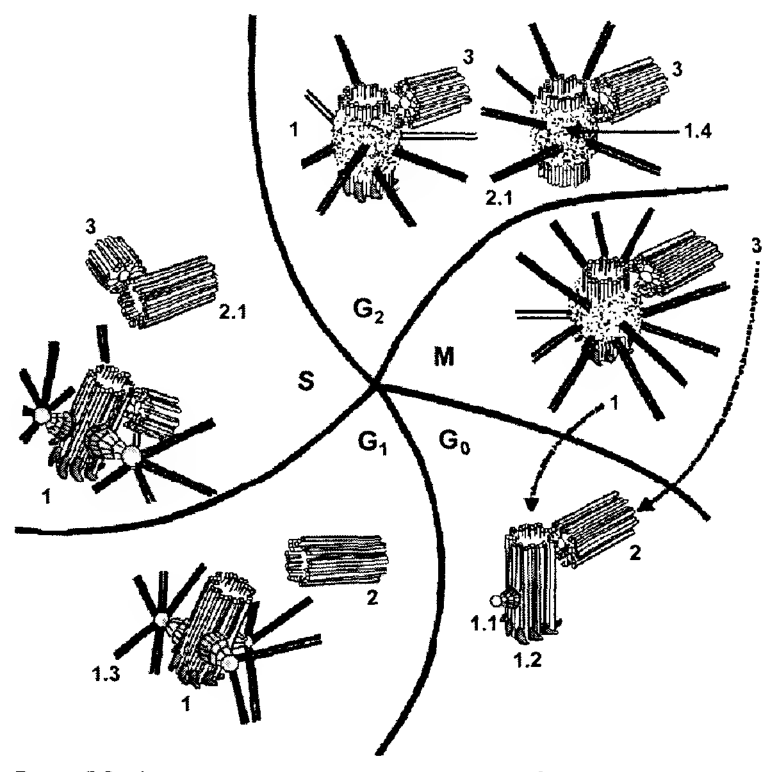


Рис. 53. *Изменения клеточного центра по ходу клеточного цикла: G_0, G_1, S, G_2 – периоды интерфазы клеточного цикла; М – митоз; 1 – материнская центриоль; 1.1 – сателлит (область образования микротрубочек); 1.2 – придатки материнской центриоли; 1.3 – микротрубочки, отходящие от клеточного центра; 1.4 – фибриллярное гало (область образования микротрубочек); 2 – дочерняя центриоль первого поколения, в S-периоде она становится материнской (2.1); 3 – дочерняя центриоль второго поколения. В периоде митоза изображена только одна пара центриолей у одного из полюсов; центриоль 3 в новом цикле рассматривается как дочерняя 2 (по Ю.С. Ченцову, с изменениями)*

весьма сложное и протекает постепенно. Суть удвоения состоит в том, что на цепочке ДНК синтезируется точно такая же параллельная цепочка. **Репликация** (*лат.* replicatio – повторение) – **это процесс передачи генетической информации, хранящейся в родительской ДНК, путем точного ее воспроизведения в дочерней клетке.** При этом каждая родительская цепь ДНК является матрицей для синтеза дочерней (матричный синтез ДНК).

Хромосома имеет структуру, обеспечивающую этот процесс. На хромосоме находится небольшая область, которая не участвует в матричном синтезе, – *центромера* (или центромер). Она подразделяет хромосому на *два плеча*. На концах хромосомы тоже находятся области, не участвующие в синтезе, – *теломеры*.

Репликация основана на комплементарном спаривании оснований. Вначале в одной точке ДНК обе ее цепи расходятся, образуя асимметричную репликационную «вилку». Фермент ДНК-полимераза катализирует процесс полимеризации нуклеотидов только в направлении 5' → 3'. Напомним, что обе цепи ДНК антипараллельны, поэтому синтез одной из дочерних цепей происходит непрерывно (лидирующая цепь), другой (отстающей) – в виде отдельных фрагментов размерами 10 – 200 нуклеотидов (фрагменты Оказаки). Впоследствии эти фрагменты соединяются под действием фермента ДНК-лигазы.

Репликация начинается от середины каждого плеча, от участка, называемого *сайтом инициации репликации*. Распространяясь к теломерам, репликация доходит до них и останавливается. Двигаясь к середине хромосомы, репликация доходит до центромеры и тоже останавливается, однако центромерная область не удваивается. В результате каждая хромосома имеет теперь две цепи ДНК. Каждая цепь с окружающими их белками образует ***сестринские хроматиды***. S-фаза длится 8 – 12 часов.

В каждой хромосоме во время S-периода образуются группы репликационных «вилок» (20 – 80), которые возникают одновременно у всех хромосом. При этом «вилки» расположены парами, которые движутся в противоположных направлениях до тех пор, пока

не встретят соседнюю «вилку», так что образуются две дочерние спирали. В результате репликации каждая из двух дочерних молекул ДНК состоит из одной старой и одной новой цепи.

Мы привели лишь схематическое описание процесса репликации. Он очень сложен, в нем участвует множество белков, способствующих расплетанию ДНК, предотвращающих ее спутывание, а также сшивающих фрагменты ДНК, инициаторных, корректирующих и др. В S-периоде наиболее интенсивно синтезируется РНК и белки, связанные с ДНК, и удваиваются центриоли.

В цитоплазме в течение S-фазы удваиваются не только цепи ДНК, но и каждая из центриолей клеточного центра. Материнская центриоль строит свою новую дочернюю. Центриоль, бывшая до этого дочерней, тоже строит свою пару, так что сама становится материнской. Из этих четырех центриолей лишь исходная материнская участвует в сборке микротрубочек. На мембранах ЭПС одновременно синтезируются белки (в том числе гистоны), необходимые для включения в состав новой хроматиды.

В течение премитотической фазы G_2 совершаются синтезы, необходимые для обеспечения непосредственно процесса деления. Количество ДНК и центриолей в клетке уже удвоено. Обе материнские центриоли окутаны фибриллярным гало и осуществляют сборку микротрубочек. В этом периоде усиливается формирование лизосом, делятся митохондрии и синтезируются новые белки, абсолютно необходимые для осуществления митоза. К концу интерфазы хроматин конденсирован, ядрышко хорошо видно, ядерная оболочка не нарушена, органеллы не изменены. Фаза G_2 продолжается до 6 часов.

На протяжении каждой из названных фаз имеются так называемые критические точки (*регуляторные точки*). Они были выявлены при изучении действия повреждающих факторов на клеточное деление. Отрезки времени до и после такой точки различаются отношением к возможным повреждающим воздействиям. Если повреждающий импульс (например, радиационный) действует перед прохождением критической точки,

процессы продолжаются до нее и дальнейшая подготовка к делению останавливается (наступает блок). Если импульс совпадает со второй половиной фазы, процессы продолжаются (при условии, что этот импульс не разрушает клетку как таковую).

Вместе с тем прохождение критических точек существенно и для нормальной жизнедеятельности клетки. В ходе межклеточных взаимодействий под влиянием соответствующих цитокинов при прохождении критической точки цикл может прерваться. В ядре после этого начинаются синтезы РНК и клетка обретает специфическую функцию. Она может выполнять ее до естественной гибели, но может и прекратить ее, вернуться к точке прерванного цикла и продолжить деление.

В ходе последовательных делений свойства клеток могут изменяться. Это происходит за счет того, что у дочерних клеток в геноме начинают экспрессироваться новые гены (существовавшие, конечно, и ранее, но до сих пор блокированные). Поэтому клетки-потомки обычно более разнообразны, чем исходные формы. Клетки-предшественники менее разнообразны, причем часто можно выявить клетки, лежащие в основании всего дерева. Их называют **стволовыми**. И стволовые, и клетки-предшественники образуют камбий клеточной популяции. Именно за счет деления клеток камбия и происходит замена гибнущих элементов в обновляющихся популяциях, например форменных клеток крови или клеток кожного эпителия.

Клетки, вышедшие из цикла в точке регуляции, не являются ни стволовыми, ни клетками-предшественниками. Между тем они тоже могут играть роль камбия, поскольку способны возвращаться в цикл. Обычно это происходит при возрастании потребностей организма и стимулируется гормонами и цитокинами. Этот способ увеличения численности популяции обычен для многих внутренних органов, например наблюдается в паренхиме печени, почек и ряда других внутренних органов. За счет этого, в частности, увеличивается масса органов в детском возрасте. Такие клеточные популяции получили

название растущих. У взрослых организмов растущие популяции мобилизуются для пополнения убыли численности клеток после повреждения части органа – иначе говоря, они служат резервом не только для физиологической, но и для репаративной регенерации ткани.

Митоз

Когда подготовка к делению заканчивается, начинается непосредственно **митоз** (*греч.* mitos – нить). В нем различают четыре основные фазы: *профазу*, *метафазу*, *анафазу* и *телофазу* (см. рис. 52). Иногда выделяют шесть фаз: профазу, прометафазу, метафазу, анафазу, телофазу и цитокинез.

В течение **профазы** основные события происходят в ядре. На участках эухроматина прекращается транскрипция. Они покрываются белками и по плотности становятся неотличимыми от гетерохроматина. Даже при разрешении светового микроскопа в ядре становятся видимыми многочисленные плотные базофильные скопления. Затем начинается спирализация хромосом. Вследствие этого они становятся индивидуально различимыми. Спирализация, естественно, захватывает и области ядрышковых организаторов, так что ядрышко в результате распадается. Итак, к началу профазы хроматин конденсируется, в результате чего в ядре образуется плотный клубок. К концу профазы этот клубок разрыхляется (рыхлый клубок), становятся видимыми *d-хромосомы*, каждая из которых состоит из двух хроматид (*s-хромосом*), лежащих параллельно друг другу и связанных между собой в области центромеры. В цитоплазме активизируется образование лизосом. Центриоли попарно расходятся к противоположным концам клетки, которые теперь называют полюсами. Одновременно на сателлитах центриолей идет интенсивная сборка микротрубочек.

События **метафазы** начинаются в цитоплазме. Лизосомы растворяют ядерную оболочку, так что спирализованные хромосомы и клеточные центры оказываются в общем компартменте. Этому предшествует

фосфорилирование белков ядерной пластинки (ламины), происходящее еще в профазе, что приводит к распаду пластинки, а затем и самой нуклеолеммы. Фрагменты распавшейся ядерной оболочки формируют мелкие мембранные пузырьки, цитоплазма клетки смешивается с кариоплазмой. Комплекс Гольджи и ЭПС распадаются на мелкие фрагменты в виде пузырьков.

На каждой центромере выявляется скопление специальных белков – *кинетохор* (*греч.* kineo – подвижный и choreo – иду вперед). Эти белки существуют и у хромосом неделящихся клеток, но в этих условиях они выявляются лишь с помощью специального мечения особыми антителами к ним.

Сборка микротрубочек на материнских центриолях продолжается, так что в результате возникает биполярное митотическое веретено, состоящее из этих микротрубочек и ассоциированных с ними белков. Различают несколько видов микротрубочек. Многие нити расходятся от центриолей (как от полюсов) во все стороны. Часть их образует направленную к поверхности клетки *астральную лучистость*. Другая их часть направлена к экватору клетки – это так называемые *полярные микротрубочки*. У экватора полярные микротрубочки, связанные с разными полюсами, перекрывают друг друга. Кроме астральных и полярных микротрубочек от полюсов отходят *кинетохорные* – те, которые в области экватора прикрепляются к кинетохорам хромосом. В клетках человека каждый кинетохор связан с 20 – 40 микротрубочками. Прикрепления микротрубочек к сестринским хроматидам гомологичных хромосом происходят в случайном порядке.

Вся система микротрубочек и ассоциированного с ними тубулина находится в динамическом равновесии. Иными словами, происходит постоянная полимеризация тубулина и его деполимеризация. По обеим сторонам d-хромосомы около ее центромеры расположены небольшие участки материала умеренной электронной плотности, аналогичные перицентриолярному материалу. Именно они и являются центрами организации хромосомных

микротрубочек из тубулина, тубулин же синтезируется только в цитоплазме. Поэтому лишь после разрушения ядерной оболочки может произойти взаимодействие кинетохора с тубулином и организация микротрубочек веретена. При более детальном описании митоза эта стадия выделяется в качестве **прометафазы**. Она длится 10 – 20 мин.

В ходе собственно метафазы хромосомы перемещаются и располагаются в одной плоскости перпендикулярно к оси между полюсами. Образуется фигура, называемая *материнской звездой*. При этом все хромосомы располагаются так, что их центромеры находятся в экваториальной плоскости, пересекающей продольную ось веретена под прямым углом (метафазная пластинка), причем каждый кинетохор одной d-хромосомы обращен к одному из полюсов клетки.

В результате упорядочения положения хромосом система микротрубочек тоже упорядочивается. Они теперь образуют *веретено деления* (митотическое веретено). Хроматиды прочно присоединяются к веретену благодаря взаимодействию кинетохорных трубочек с перицентриолярным веществом.

Каждая из метафазных хромосом состоит из двух фибрилл диаметром 20 – 50 нм, которые уложены в плотный складчатый клубок. Фибриллы имеют зернистый вид, так как срез препарата проходит через этот клубок множество раз. При этом ДНК имеет более высокую электронную плотность, чем связанный с нею белок. Напомним, что именно в метафазе митоза определяют кариотип (см. ранее).

В S-периоде удваивается не вся ДНК одной хромосомы, а остается нереплицированным центромерный участок. В начале **анафазы** происходит быстрая репликация ДНК в области центромеры, что и служит сигналом к началу анафазы. Анафаза начинается внезапно с резкого разделения общей центромеры d-хромосомы, в результате чего сестринские хроматиды становятся самостоятельными s-хромосомами.

Микротрубочки начинают укорачиваться: у кинетохоров происходит их разборка. В результате этого

хроматиды подтягиваются к центриолям. В это время s-хромосомы начинают передвигаться и с одинаковой скоростью (около 1 мкм в минуту) направляются к полюсам клетки. Сами центриоли удаляются друг от друга в сторону полюсов клетки. Образуются две *дочерних звезды.*

На хромосомы воздействуют две силы: тянущие, возникающие вследствие деполимеризации хромосомных трубочек около полюсов веретена, и расталкивающие – в связи с полимеризацией тубулина на концах непрерывных микротрубочек вблизи экватора. При этом по мере расхождения хромосом веретено удлиняется, а степень перекрывания друг друга непрерывных трубочек уменьшается. Возможно, источником сил, раздвигающих полюсы, является динеин, в то время как движение хромосом к полюсам обусловлено микротрубочками.

В конце анафазы плазматическая мембрана как бы инвагинируется перпендикулярно к продольной оси митотического веретена, образуя борозду. В этой области под плазмалеммой появляется сократимое кольцо, состоящее из актин- и миозинсодержащих нитей, которое распадается после разделения клетки.

Телофаза завершает деление. Под плазмалеммой кольцом по проекции бывшей материнской звезды активируются элементы цитоскелета – актиновые микрофиламенты. Рядом с ними полимеризуется миозин. Актино-миозиновое кольцо сжимается, и возникает перетяжка плазмалеммы.

В телофазе разделившиеся группы хромосом подходят к полюсам, теряют хромосомные микротрубочки, разрыхляются, деконденсируются, переходя в хроматин, и начинают транскрибировать РНК. Примерно в середине телофазы начинается образование нитчатой, а затем гранулярной частей нуклеолонемы. К концу телофазы (после восстановления ядерной оболочки!) ядрышко полностью сформировано. Из мембранных пузырьков собираются комплекс Гольджи и ЭПС.

Ядерная оболочка образуется из мембранных фрагментов вначале в виде небольших шапочек, расположенных на поверхности формирующихся глыбок хроматина.

Фрагменты оболочки растут, сливаются между собой, окружая все ядро к концу телофазы. При этом восстанавливаются ядерные поры и поровые комплексы, дефосфорилируются белки ядерной пластинки, что приводит к ее восстановлению.

В телофазе перед цитокинезом увеличивается биосинтез мембран, которые необходимы для того, чтобы покрыть обе дочерние клетки. Вновь синтезированные мембраны до момента разделения клетки образуют на ее поверхности пузырьки, которые затем встраиваются в плазмалеммы дочерних клеток. Перетяжка становится все более глубокой, и в результате одна клетка разделяется на две (**цитокинез**). Обе дочерние клетки диплоидны. Однако не всегда деление ядра сопровождается разделением клетки. Поэтому, помимо телофазы (при полном делении клетки), и выделяют цитокинез.

После митоза в течение нескольких часов дочерние клетки связаны между собой небольшим остаточным тельцем, образованным непрерывными микротрубочками и электроноплотным материалом матрикса. Остаточное тельце покрыто плазмалеммой. Есть все основания считать, что сила, необходимая для разделения клеток, возникает в результате взаимного скольжения актиновых и миозиновых филаментов.

Мейоз

У организмов, размножающихся половым путем, имеются две категории клеток: диплоидные и гаплоидные. К первым относятся соматические и предшественницы половых клеток, ко вторым – зрелые половые (*гаметы*). Уменьшение количества хромосом в два раза достигается благодаря **мейозу** (рис. 54). Он включает в себя два последовательных деления. После слияния гамет возникает новый одноклеточный диплоидный организм (*зигота*), который не просто несет сумму признаков своих родителей, а является индивидуумом с присущими только ему свойствами.

При дальнейшем митотическом делении зиготы образуются диплоидные же клетки, содержащие по два экземпляра каждой хромосомы, которые называются гомологичными. Гомологичные хромосомы, имеющие одинаковую длину и одинаковое расположение центромер, содержат одинаковое количество генов, а эти гены имеют одну и ту же линейную последовательность. Каждая из пары гомологичных хромосом диплоидного организма происходит либо из ядра спермия, либо из ядра яйцеклетки.

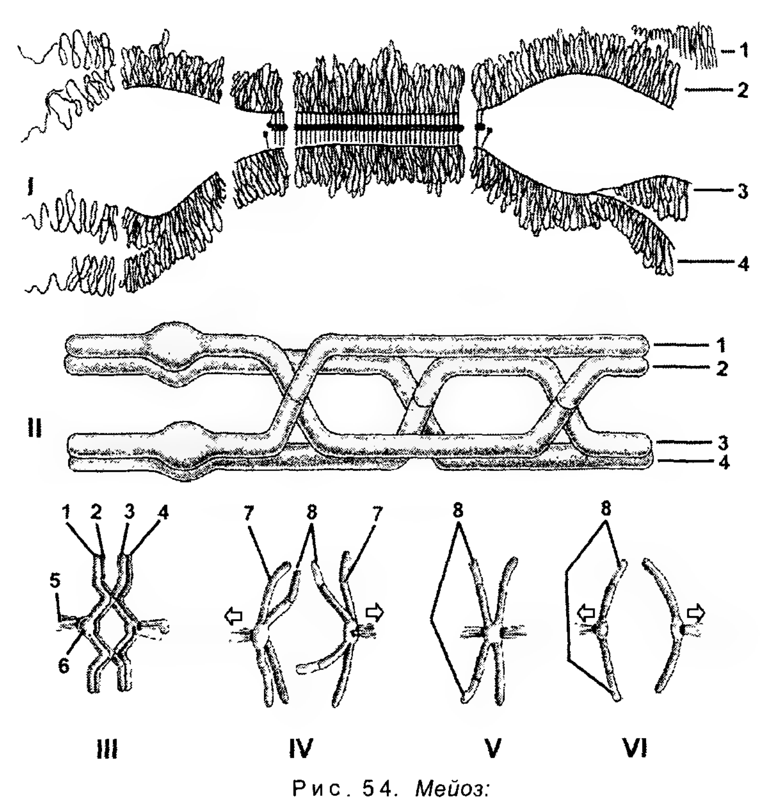


Рис. 54. *Мейоз:*

I и II – хроматиды в профазе мейоза; III – спаренные гомологичные хромосомы при переходе к первой метафазе мейоза; IV – расхождение гомологичных хромосом в первой анафазе мейоза; V – вторая метафаза; VI – расхождение сестринских хроматид во второй анафазе; 1, 2, 3, 4 – хроматиды; 5 – соединяющиеся кинетохорные нити; 6 – кинетохор; 7,8 – плечи сестринских хроматид (по Б. Албертсу и соавт., с изменениями)

При образовании гамет в зрелом организме в результате мейоза в каждую дочернюю клетку от всех пар гомологичных хромосом попадает лишь по одной из них. Это становится возможным потому, что при мейозе происходит лишь одна репликация ДНК, за которой следуют два последовательных деления ядер (мейоз I и II) без повторного синтеза ДНК. В результате из одной диплоидной образуются четыре гаплоидные клетки.

Напомним, что перед началом мейоза в интерфазе клетка прошла обычные фазы G_1, S и G_2, так что стала тетраплоидной. Иначе говоря, произошла репликация ДНК и белков-гистонов хромосом, а сестринские хроматиды при этом остались связанными своими центромерами, так что в ядре имеется по четыре набора каждой хромосомы. Увеличена масса клетки и ее органелл.

Каждое из двух делений мейоза (деления I и II) имеет свои отличительные черты. Особенность деления I состоит в необычном и сложном прохождении **профазы (профаза-I)**. Она подразделяется на несколько стадий: *пролептонему, лептонему, зигонему, пахинему, диплонему* и *диакинез*.

Во время *пролептонемы* (*греч.* pro – период, leptos – тонкий, nema – нить) происходит значительная, но не полная спирализация хромосом. Ядерная оболочка сохраняется, ядрышко не распадается. Поэтому во время профазы мейоза возможны синтезы некоторых РНК и белков. За счет этих синтезов в половых клетках (особенно в женской) создаются запасы веществ, которые будут необходимы для оплодотворения и ранних стадий развития зародыша.

Во время *лептонемы* хромосомы еще больше спирализуются, и в ядре становятся видными тонкие нитевидные d-хромосомы (их 46, т. е. два набора). Подчеркнем, что каждая гомологичная хромосома уже реплицирована и состоит из двух сестринских хроматид. Каждая хромосома представляет собой тонкую фибриллу, состоящую из осевой белковой нити, к которой прикрепляется хроматин сестринских хроматид (петли ДНК). Хромосомы с помощью белковых

скоплений – *прикрепительных дисков* – закреплены обоими своими концами на внутренней мембране ядерной оболочки (ядерная оболочка сохраняется, ядрышко хорошо видно).

Во время *зигонемы* (*греч.* zygon – парный) гомологичные диплоидные хромосомы выстраиваются рядом, обвивают друг друга, укорачиваются и сцепляются между собой (*конъюгация*). Образуются так называемые тетраплоидные *биваленты* (*лат.* bi – двойной, valens – сильный). Напомним, что каждая диплоидная хромосома из одного бивалента происходит либо от отца, либо от матери. Половые хромосомы располагаются около внутренней ядерной мембраны. Область, занятая ими, называется *половым пузырьком.*

В зигонеме гомологичные d-хромосомы выстраиваются рядом, сближаются, между ними образуются специализированные синаптонемальные комплексы (*греч.* synapsis – связь, соединение), которые представляют собой белковые структуры. При небольшом электронно-микроскопическом увеличении синаптонемальный комплекс выглядит в виде двух электроноплотных полос, разделенных светлой полосой. При большом увеличении в комплексе видны две параллельные боковые белковые нити длиной 120 – 150 нм и толщиной 10 нм каждая, соединенные тонкими поперечными полосами размерами около 7 нм, по обе стороны от них лежат d-хромосомы. Их ДНК формирует множество петель.

В центре комплекса проходит осевой элемент толщиной 20 – 40 нм. Синаптонемальный комплекс удачно сравнивают с веревочной лестницей, стороны которой образованы гомологичными хромосомами. Именно в результате этого гомологичные хромосомы сцепляются между собой и образуют биваленты, 46 d-хромосом образуют 23 бивалента. *Каждый бивалент состоит из двух d-хромосом, т. е. из четырех хроматид.*

К концу зиготены каждая пара гомологичных хромосом связана между собой с помощью синаптонемальных комплексов. Лишь половые хромосомы X и Y конъюгируют неполностью, так как они не полностью гомологичны.

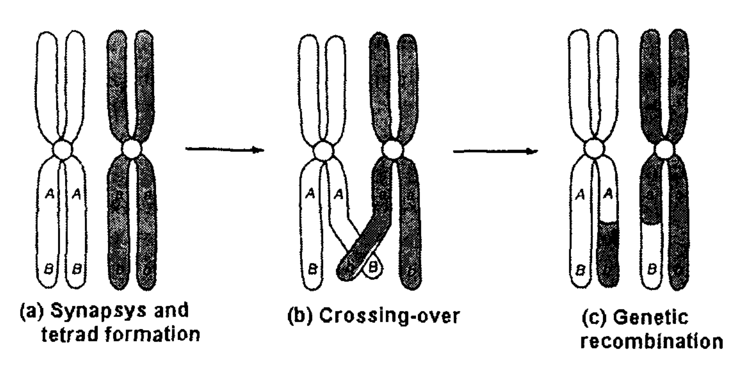


Рис. 55. *Схема кроссинговера (по Г.Ж. Тортора и соавт.)*

Пахинема (*греч.* pahys – толстый) продолжается не менее чем несколько суток. Процессы развертываются постепенно. Хромосомы несколько укорачиваются и утолщаются. Между хроматидами материнского и отцовского происхождения в нескольких местах возникают соединения – **хиазмы** (*греч.* chiasma – перекрест), или **рекомбинантные узелки**. Они представляют собой белковые комплексы размерами около 90 нм. В области каждой хиазмы происходит обмен соответствующих участков гомологичных хромосом – от отцовской к материнской и наоборот. Этот процесс называют **кроссинговером** (*англ.* crossing-over – перекрест). Таким образом, кроссинговер обеспечивает многочисленные генетические рекомбинации (рис. 55).

В каждом биваленте человека в профазе-I кроссинговер происходит в среднем в двух-трех участках. Количество рекомбинантных узелков равно количеству перекрестков.

По окончании кроссинговера хроматиды разъединяются, но остаются связанными в области хиазм. Наступает стадия *диплонемы*.

В *диплонеме* (*греч.* diploos – двойной) синаптонемальные комплексы распадаются, конъюгировавшие хромосомы раздвигаются и гомологичные хромосомы каждого бивалента отодвигаются друг от друга, но связь между ними сохраняется в зонах хиазм.

Между диплонемой и *диакинезом* нет четкой морфологической границы, равно как и разграничений во времени. В диакинезе продолжается конденсация хромосом, они отделяются от нуклеолеммы, но гомологичные d-хромосомы продолжают еще оставаться связанными между собой хиазмами, а сестринские хроматиды каждой d-хромосомы – центромерами. Благодаря наличию нескольких хиазм биваленты образуют петли. В это время разрушаются ядерная оболочка и ядрышки. Реплицированные центриоли направляются к полюсам, образуется веретено деления.

Вследствие сильно затянутой диплонемы профаза мейоза очень длительна. При развитии спермиев она может длиться несколько суток, а при развитии яйцеклеток – в течение многих лет. Половые клетки в профазе мейоза называются **гаметоцитами первого порядка** (первичными гаметоцитами, гаметоцитами I).

Метафаза-I напоминает аналогичную стадию митоза. Хромосомы устанавливаются в экваториальной плоскости, образуя метафазную пластинку. В отличие от митоза, хромосомные микротрубочки прикрепляются к центромере лишь с одной стороны (со стороны полюса), а центромеры гомологичных d-хромосом расположены по обеим сторонам экватора. Связь между хромосомами с помощью хиазм продолжает сохраняться.

В **анафазе-I** хиазмы распадаются, гомологичные d-хромосомы отделяются друг от друга и расходятся к полюсам. Центромеры этих хромосом, однако, в отличие от анафазы митоза, не реплицируются, а значит, сестринские хроматиды не расходятся.

В **телофазе-I** формируются ядерная оболочка и ядрышко, образуется и углубляется борозда деления, происходит кариокинез. Сначала наборы гомологичных d-хромосом находятся у полюсов. Хотя их число уменьшилось вдвое, каждая из них состоит из двух генетически различных хроматид. В результате цитокинеза в каждой дочерней клетке сосредоточивается по 23 d-хромосомы. Образовавшиеся клетки называют **гаметоцитами второго порядка** (вторичными гаметоцитами, гаметоцитами II).

Таблица 8

Сравнительная характеристика митоза и мейоза

Этап	Показатель	Митоз	Мейоз
Весь процесс	Длительность	Короткий (при образовании соматических клеток)	Длительный период (при образовании гамет)
Интерфаза	Расхождение хромосом	Хроматиды (имеется длительная)	Гомологичные (имеется длительная перед мейозом-I, короткая между мейозом-I и мейозом-II)
	S-фаза	Предшествует каждому делению	Только перед мейозом-I, отсутствует в интерфазе-II
	Рост клетки	Происходит	Происходит
	Репликация органелл	Происходит	Происходит
Профаза	Длительность	Одна короткая	Профаза-I длительная (до 90 % времени), профаза-II короткая
	Хромосомы	Состоят из двух сестринских хроматид, соединенных центромерой	Состоят из двух сестринских хроматид, соединенных центромерой
	Взаимоотношения гомологичных хромосом	Обособлены	Конъюгируют с образованием синаптонемальных компонентов
	Биваленты	Отсутствуют	Имеются
	Хиазмы	Отсутствуют	Образуются
	Кроссинговер	Отсутствует	Происходит
Метафаза	Образование метафазной пластинки	Происходит	В метафазе-I отсутствует. Только в метафазе-II
	Расположение центромер	В одной плоскости, перпендикулярной оси веретена на его экваторе	В метафазе-I над и под экватором симметрично. В метафазе-II на экваторе веретена
	Хромосомные микротрубочки сестринских хроматид	Направлены в разные стороны к противоположным полюсам	В метафазе-I направлены в одну сторону. В метафазе-II направлены в разные стороны

Этап	Показатель	Митоз	Мейоз
Анафаза	Репликация ДНК в области центромер и разделение s-хромосом	Происходит	В анафазе-I отсутствует, происходит в анафазе-II
	Расхождение d-хромосом	–	В анафазе-I вследствие распада хиазм
	Расхождение s-хромосом	Происходит вследствие разделения центромер	В анафазе-I не происходит. Происходит в анафазе-II
	Генетическая идентичность	Хроматиды идентичны	Вследствие кроссинговера хроматиды неидентичны
Телофаза	Количество хромосом	Аналогично материнской клетке (s-хромосомы)	Вдвое меньше, чем в родительской клетке (в телофазе-I d-хромосомы, в телофазе-II s-хромосомы)
	Гомологичные хромосомы в дочерних клетках	Две разделившиеся хроматиды попадают в каждую клетку	Мейоз-I – в каждую клетку попадают две сестринские хроматиды, соединенные в области центромеры. Мейоз-II – в каждую клетку попадает одна хроматида

Интерфаза-II очень короткая. Ее важнейшая особенность состоит в том, что не редуплицируется ДНК, т. е. отсутствует S-фаза.

Деление гаметоцита второго порядка совершается через *профазу-II*, *метафазу-II*, *анафазу-II* и *телофазу-II*. **Профаза-II** не длительна, и конъюгации хромосом при этом не наступает. В **метафазе-II** 23 хромосомы выстраиваются в плоскости экватора. В **анафазе-II** ДНК *в области центромеры реплицируется*, как это происходит и в анафазе митоза, хромосомы расходятся к полюсам. В **телофазе-II** образуются две дочерние клетки.

Напомним, что в деление вступали не тетраплоидные клетки, как при обычном митозе, а диплоидные. Поэтому каждая из новых клеток гаплоидна.

Восстановление диплоидности произойдет лишь в результате слияния мужской и женской гамет, то есть при оплодотворении – образовании нового организма.

Итак, в результате двух последовательных делений мейоза-II образуются 4 клетки, каждая из которых несет гаплоидный набор s-хромосом. В табл. 8 приведены основные сходства и различия между митозом и мейозом.

➲ Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Назовите иерархические уровни организации человека.

2. Дайте определение клетки.

3. Назовите основные положения клеточной теории Т. Шванна и ее современную интерпретацию.

4. Каковы основные химические компоненты клетки?

5. Каковы структура и функции нуклеиновых кислот?

6. Назовите основные структурные элементы (части) клетки.

7. Какими свойствами обладает клетка как элементарная частица живого?

8. Какие структуры клетки называют органеллами, какие – включениями? Перечислите те и другие.

9. Чем отличаются по своему строению мембранные органеллы клетки от немембранных? Приведите примеры.

10. Какие структуры выделяют у ядра?

11. Как построены митохондрии? Какие функции они выполняют?

12. Каково строение лизосом? Какие функции они выполняют?

13. Какие выделяются фазы клеточного цикла (деления клетки)?

14. Что такое мейоз? Чем он отличается от митоза?

15. Назовите основные принципы синтеза белка.

16. Как осуществляется транспорт веществ в клетку? Какие виды транспорта вы знаете?

17. Каковы пути передачи информации в клетке?

СТРОЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ

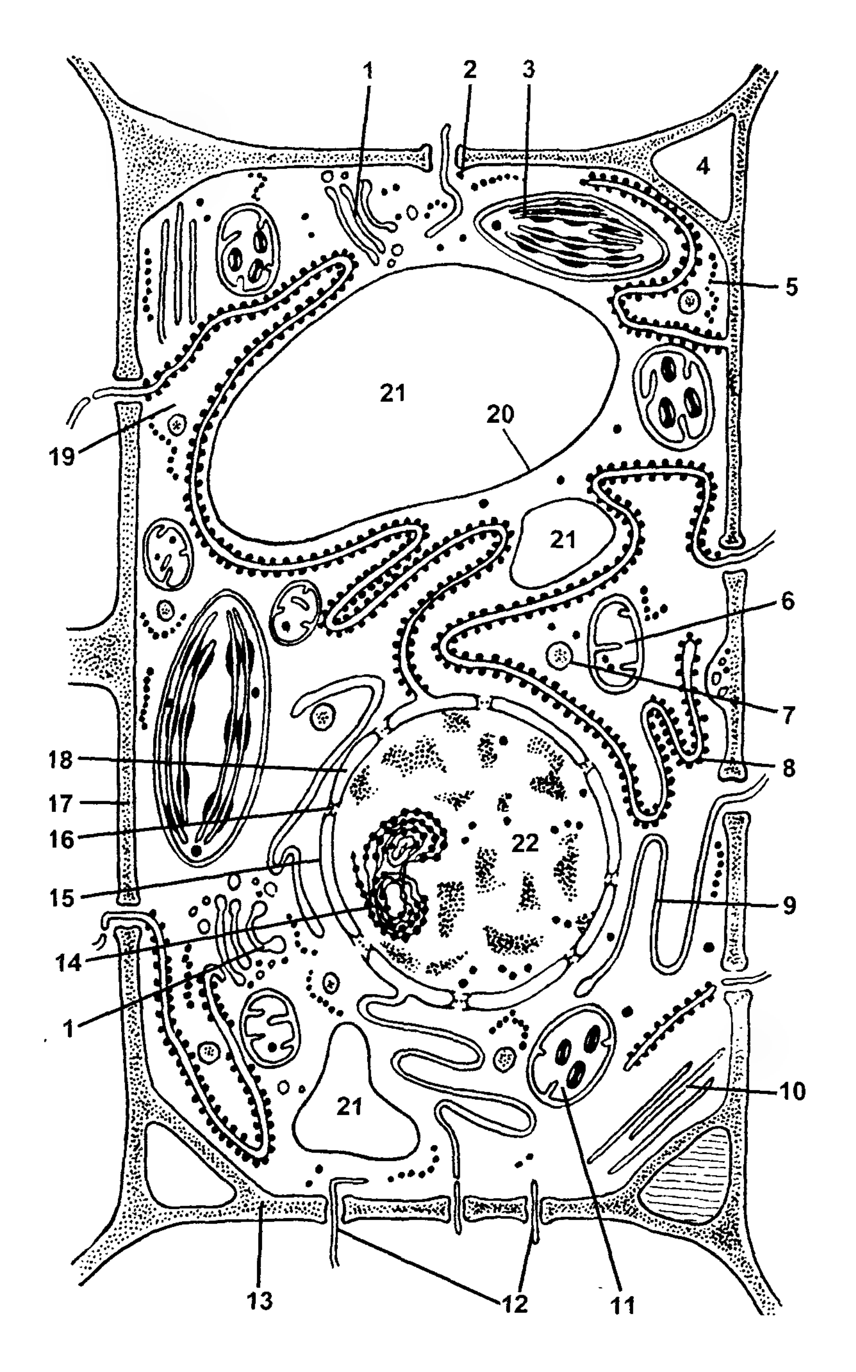
Растения изучает наука ботаника. Она включает в себя несколько разделов, каждый из которых специализируется на изучении конкретных задач, используя свои собственные методы.

Целесообразно начать с морфологии. Как известно, морфология рассматривает строение организмов. Они имеют неодинаковые размеры, и поэтому морфология, в свою очередь, подразделяется на цитологию, гистологию и анатомию (также подразделяются и морфологические дисциплины, которые изучают не только растения, но также животных или человека).

Как и все живые организмы, растения имеют клеточное строение и соответствуют всем положениям описанной клеточной теории. Все основные компоненты эукариотической клетки присутствуют и в клетках растений, причем определить принадлежность какой-либо выделенной органеллы животной или растительной клетки чрезвычайно трудно. Однако клетки растений обладают некоторыми характерными особенностями, которые принципиально отличают их от клеток животных. Эти особенности непосредственно связаны с условиями функционирования растений.

Из присущих животной клетке органелл у растительной *отсутствуют только центриоли*, которые могут иметь некоторые растения, имеющие монадную форму (при этом следует отметить, что большинство

Рис. 56. *Современная (обобщенная) схема строения растительной клетки, составленная по данным электронно-микроскопического исследования разных растительных клеток:*
1 – аппарат Гольджи; 2 – свободно расположенные рибосомы; 3 – хлоропласты; 4 – межклеточные пространства; 5 – полисомы (несколько связанных между собой рибосом); 6 – митохондрии; 7 – лизосомы; 8 – гранулярная (шероховатая) эндоплазматическая сеть; 9 – агранулярная (гладкая) эндоплазматическая сеть; 10 – микротрубочки; 11 – пластиды; 12 – плазмодесмы, проходящие сквозь оболочку; 13 – клеточная оболочка; 14 – ядрышко; 15, 18 – ядерная оболочка; 16 – поры в ядерной оболочке; 17 – плазмалемма; 19 – гиалоплазма (цитозоль); 20 – тонопласт; 21 – вакуоли; 22 – ядро (по Н. И. Арронет)


1
2
3
4
5
21
20
19
21
6
7
8
18
17
16
22
15
9
14
1
21
10
13
12
11

таких форм одновременно рассматриваются как в курсе ботаники, так и в курсе зоологии), зато имеется ряд характерных структур, из которых прежде всего следует выделить жесткую *клеточную стенку, пластиды* и *вакуоли* (рис. 56).

Подробная информация о строении и функционировании эукариотической клетки приведена в разделе, посвященном животной клетке. Ниже рассмотрены лишь отличия растительной клетки от животной.

КЛЕТОЧНАЯ СТЕНКА

Клеточной стенкой обладают не только растения, но и грибы, а также многие прокариоты. Само открытие Робертом Гуком клетки связано именно с этой структурой. Для понимания устройства клеточной стенки полезно рассмотреть механизм ее образования. Начнем с самых ранних стадий. Как известно, цитокинез (процесс разделения клеток по завершении митоза) в клетках животных осуществляется посредством их отшнуровки, у растений это происходит совершенно иначе. Сначала в экваториальной плоскости делящейся клетки из микротрубочек образуется цилиндрической формы структура, которая называется *фрагмопластом.* Затем вдоль этих микротрубочек транспортируются мембранные пузырьки, которые отшнуровываются от мешочков комплексом Гольджи. Эти пузырьки сливаются, образуя окруженный мембраной диск (рис. 57). Такой диск является *ранней клеточной пластинкой*, с ней постоянно сливаются все новые пузырьки. В итоге ранняя клеточная пластинка достигает плазматической мембраны и сливается с ней, разделяя дочерние клетки. Следует отметить, что раннюю клеточную пластинку пронизывают элементы эндоплазматической сети, поэтому такое разделение дочерних клеток не является абсолютным. Прямые сообщения между растительными клетками называются *плазмодесмами.* Они специфичны для растительных клеток и будут более

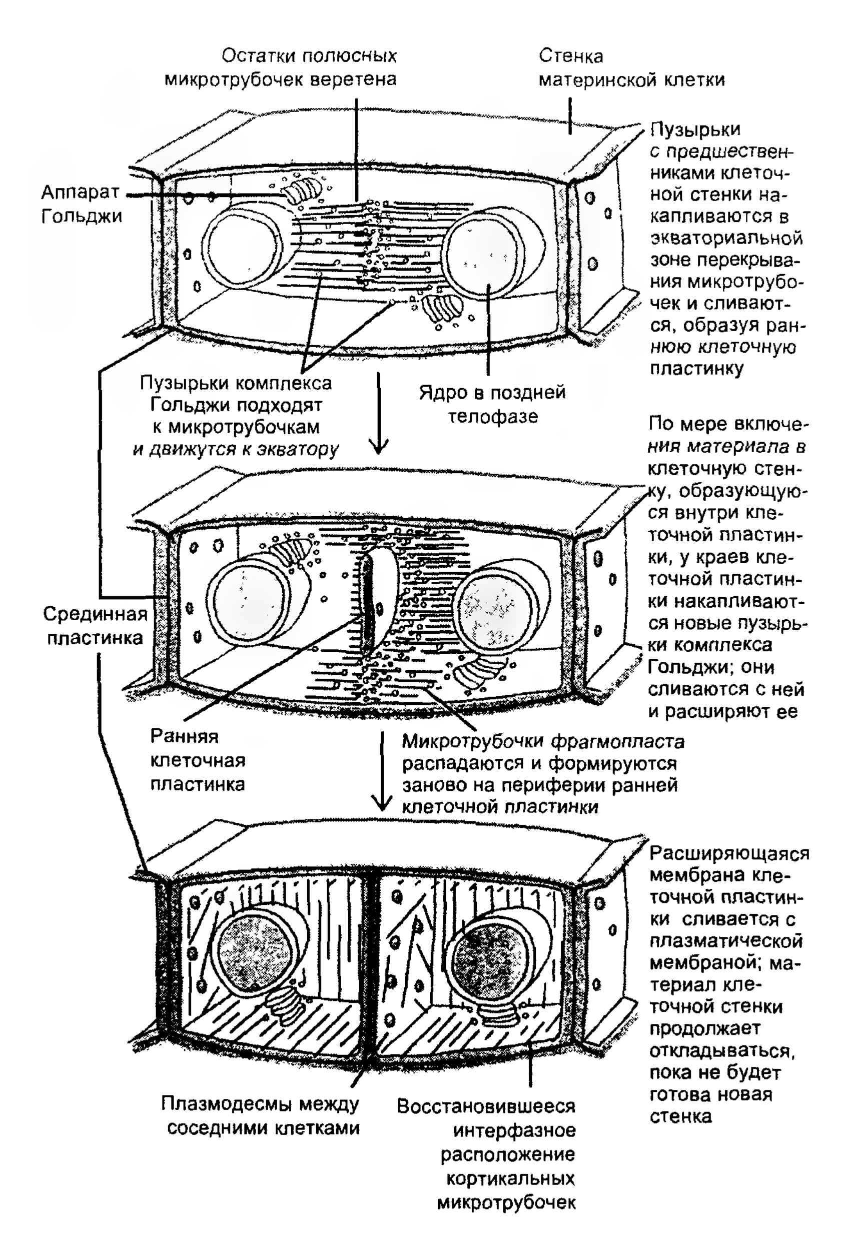


Рис. 57. *Ход цитокинеза в клетках высших растений, имеющих жесткую клеточную структуру*
(по Б. Албертсу и соавт., с изменениями и дополнениями)

подробно рассмотрены ниже. Пузырьки комплекса Гольджи, из которого образовалась ранняя клеточная стенка, содержат различные полисахариды, основные из которых пектины и гемицеллюлоза. Связываясь между собой, эти вещества образуют *срединную пластинку*, которая в основном состоит из пектина. Позже в ее состав входят более плотные вещества – целлюлоза и лигнин. Как уже упоминалось, формирование срединной пластинки зависит от оси веретена деления, если учитывать, что ткани развиваются в трехмерном пространстве, легко представить, что каждая клетка со всех сторон окружена срединной пластинкой.

На следующих этапах формируются сначала *первичная*, а затем *вторичная клеточная стенка*. Строение этих структур нетрудно представить себе, если вспомнить принцип устройства железобетонных блоков, в которых присутствуют металлический каркас и связующее вещество в виде цемента. Такая конструкция обладает немалой прочностью. Такой же принцип наблюдается и в клеточных стенках растений (как в первичных, так и во вторичных). При этом роль нерастяжимых элементов каркаса выполняют пучки молекул целлюлозы, а роль связующего компонента принадлежит гемицеллюлозам и пектинам, которые образуют матрикс клеточной стенки. Все эти вещества транспортируются в пузырьках комплекса Гольджи к плазматической мембране, где пузырьки сливаются с ней и посредством экзоцитоза выбрасывают содержащиеся в ней вещества наружу. Эти вещества, попадая в пространство между плазматической мембраной и срединной пластинкой, служат материалом для образования клеточной стенки.

Молекулы *целлюлозы* образованы большим количеством (более 500) остатков глюкозы, которые ковалентно соединяются между собой посредством гликозидных связей. Эти молекулы не ветвятся, но образуют по всей длине многочисленные водородные связи с расположенными рядом молекулами. В результате возникают фиб-

риллы, состоящие из 60 – 70 молекул целлюлозы, длиной несколько мкм (рис. 58). С целлюлозными фибриллами связаны молекулы гемицеллюлоз. Этот полисахарид образован из остатков двух пентоз – ксилозы и арабинозы. Они формируют цепи, к которым присоединяются боковые ответвления, образованные другими моносахаридами. В свою очередь, с молекулами гемицеллюлозы взаимодействуют пектины – полисахариды, образованные сахароподобными мономерами (рис. 59). Их отличительной особенностью является наличие большого количества карбоксильных групп (так называются атомные группы – **СООН**). Эти группы легко взаимодействуют с ионами кальция и магния, образуя гелеобразные соли – пектаты (это свойство активно используется в хозяйственной практике человека при производстве мармеладов и желе; особенно богаты пектинами некоторые виды водорослей, которые

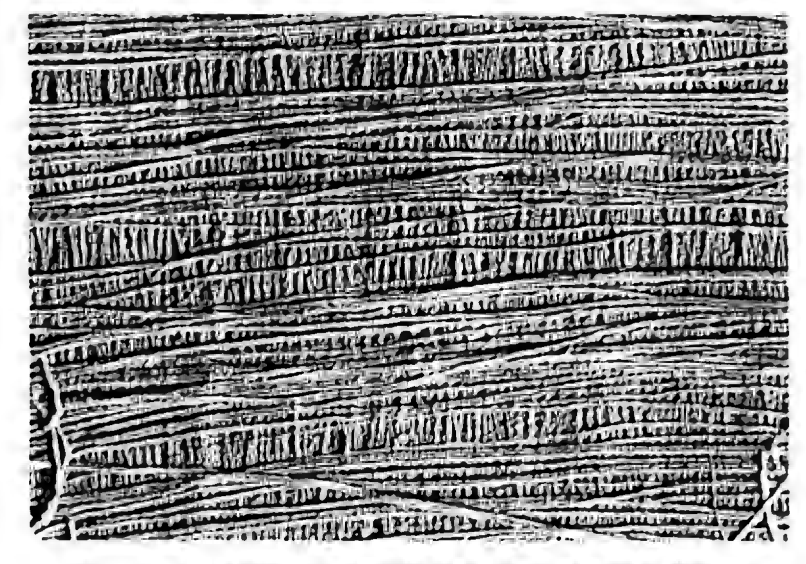


Рис. 58. *Электронная микрофотография, на которой видны целлюлозные волокна в отдельных слоях клеточной стенки зеленой морской водоросли – Chaetomorpha melagonium. Толщина целлюлозных микрофибрилл составляет 20 нм (по Н. Грину и соавт., с изменениями)*

добываются для этих целей в больших количествах). Эта реакция обратима и зависит от различных физических условий – влажность, температура, а также наличие ионов.

Целлюлоза, гемицеллюлоза и пектины очень важные компоненты пищи человека. Это балластные вещества, или пищевые волокна, которые не перевариваются в кишечнике человека. Они связывают воду, набухают, стимулируют кишечную перистальтику, способствуют выведению из организма токсических веществ.

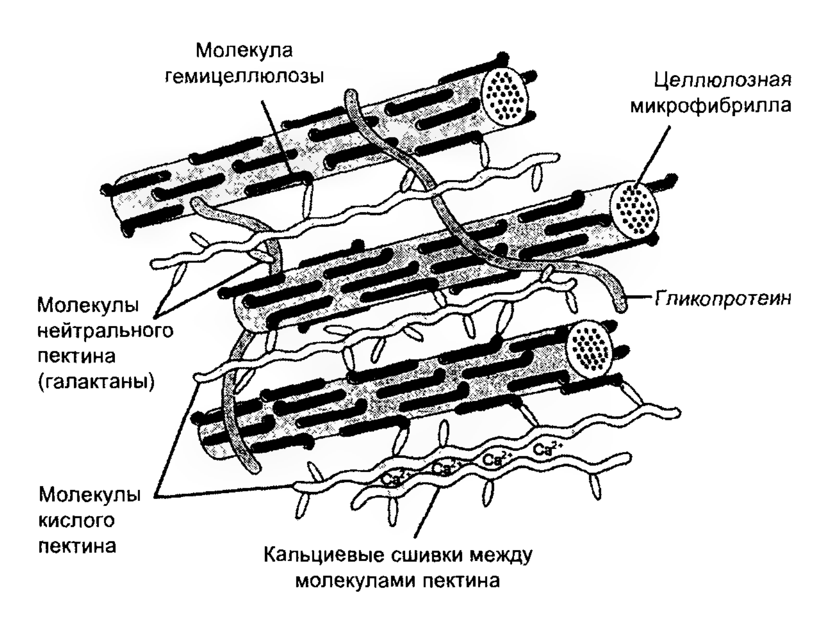


Рис. 59. *Схема возможного соединения двух главных компонентов первичной клеточной стенки – целлюлозных микрофибрилл и матрикса. Молекулы гемицеллюлоз (например, ксилоглюканов) прикреплены к поверхности целлюлозных микрофибрилл водородными связями. Некоторые из этих молекул соединены поперечными сшивками, образованными короткими молекулами нейтральных пектинов (например, арабиногалактанов) и кислых пектинов (например, рамногалактуронанов). Гликопротеины плотно вплетены в ткань клеточной стенки (по Б. Альбертсу и соавт., с изменениями и дополнениями)*

Первичная клеточная стенка содержит до 90% воды. Она характерна главным образом для меристематических (меристематические клетки – это клетки, способные постоянно делиться) и малодифференцированных (дифференциация – приобретение клеткой морфологических особенностей, связанных с функциональной специализацией клетки) клеток. Такие клетки способны значительно увеличивать свой объем и, соответственно, размеры. Необходимо учитывать, что целлюлозные фибриллы нерастяжимы, а увеличение линейных размеров осуществляется за счет смещения относительно друг друга упомянутых фибрилл.

Некоторые клетки, в частности мезофилла листьев (мезофилл – фотосинтезирующая паренхима вегетативных листьев), по достижении своих окончательных размеров перестают откладывать элементы оболочки. И у них в течение всей жизни сохраняется первичная оболочка. Но у большинства клеток этот процесс не прекращается. В этом случае между плазматической мембраной и первичной стенкой откладывается вторичная. Ее строение в принципе сходно с первичной стенкой, но соотношение компонентов различно. Вторичная стенка содержит значительно больше целлюлозы и меньше воды.

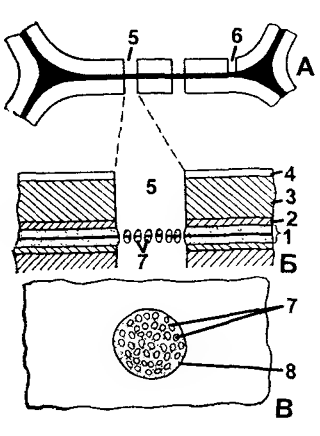


Рис. 60. *Схема строения клеточной стенки:*
А – общий вид; Б – часть оболочки при большом увеличении; В – вид сверху; 1 – срединная пластинка; 2, 3, 4 – соответственно внешний, средний и внутренний слои вторичной оболочки; 5 – пора; 6 – слепая пора; 7 – плазмодесменные канальцы; 8 – поровое поле (по В. А. Гуляеву)

Во вторичной стенке обычно выделяют три слоя – наружный, самый мощный средний и внутренний (рис. 60). В ней (во вторичной стенке) имеется большое количество пор. Следует отметить, что, несмотря на название, пора представляет собой отнюдь не сквозное отверстие,

а всего лишь обычное углубление во вторичной стенке. Первичная стенка и срединная пластинка остаются при этом интактными. Несмотря на это, через поры эффективно осуществляется транспорт, а у некоторых растений (например, у голосеменных) транспорт воды по ксилеме осуществляется только через поры. Поры могут быть простыми (рис. 61) и окаймленными (рис. 62). Окаймленные поры хвойных благодаря наличию такой структуры, как торус, способны активно влиять на интенсивность транспорта. Торус, смещаясь, может перекрывать поток воды (который в нормальном положении обтекает его по краям). Правда, такая акция может быть только одноразовой, потому что, сместившись, торус уже не способен больше вернуться в первоначальное положение.

Транспорт также осуществляется через мелкие (до 30 – 60 нм) сквозные отверстия, которые ведут в каналы, пронизывающие клеточные стенки соседних клеток вместе с серединной пластинкой,– *плазмодесмы*. Эти каналы по всей длине выстланы плазматической мембраной. Через плазмодесмы проходит полая *десмотубула*, через нее элементы эндоплазматического ретикулума соседних клеток сообщаются между собой (рис. 63). Между плазматической мембраной и десмотубулой всегда имеется небольшое количество *гиалоплазмы*. Формирование плазмодесм обычно происходит в момент деления клеток в стадии цитокинеза, но современные исследования показывают, что такие межклеточные сообщения могут образовываться и после разделения сестринских клеток, кроме того, они имеются и между несестринскими клетками. Плазмодесмы позволяют веществам свободно мигрировать из одной клетки в другую, минуя при этом серьезные барьеры. Полагают, что ситовидные поля клеток флоэмы (флоэма – тип проводящей ткани, по которой синтезированные органические вещества транспортируются от фотосинтезирующих органов по направлению к корню) так же представляют собой крупные плазмодесмы.

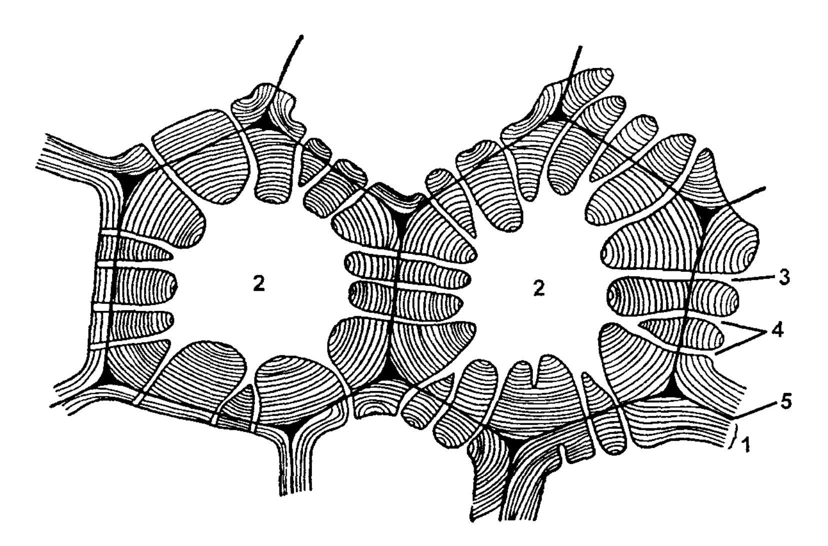


Рис. 61. *Простые поры в оболочках каменистых клеток из семенной кожуры грецкого ореха:*
1 – вторичная оболочка состоит из многих параллельных слоев, отложенных путем аппозиции; 2 – полость клетки; 3 – поровый канал; 4 – ветвистая пора; 5 – срединная пластинка, слившаяся с первичной оболочкой (по Каусману)

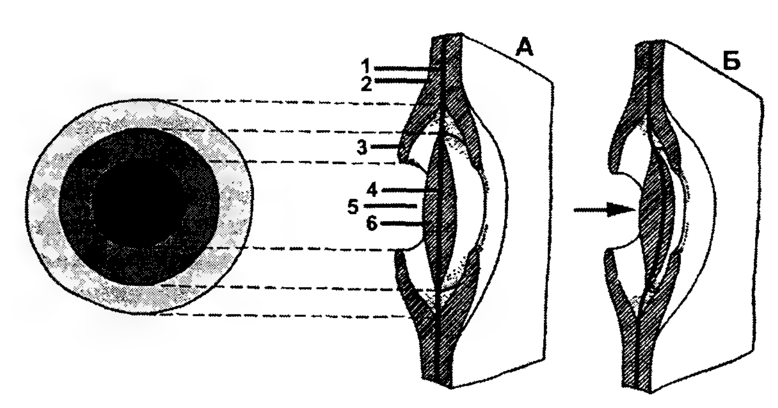


Рис. 62. *Схема строения пары окаймленных пор:*
А – открытое положение поровой мембраны: 1 – первичные оболочки двух соседних клеток (и межклеточный слой между ними); 2 – вторичная оболочка; 3 – поровое окаймление; 4 – поровая мембрана (состоящая из двух первичных оболочек соседних клеток и межклеточного слоя между ними); 5 – поровая камера; 6 – торус; Б – закрытое положение поровой мембраны (по А. А. Яценко-Хмелевскому)

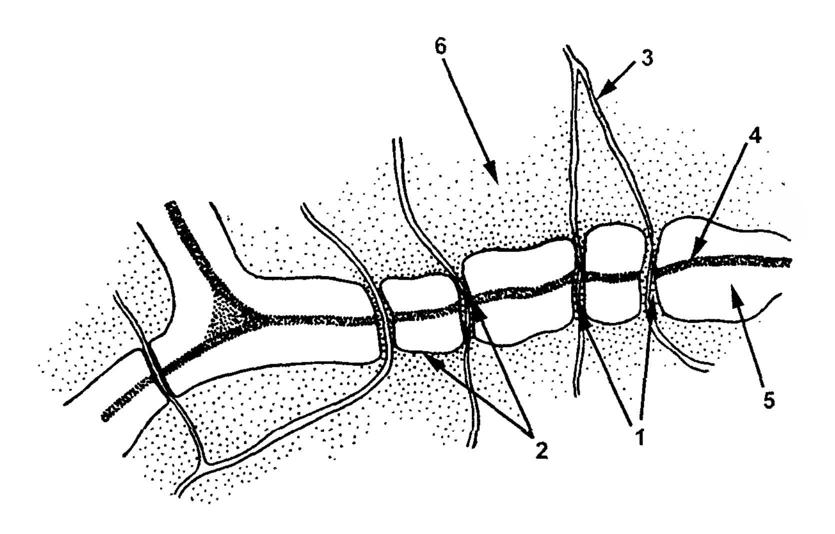


Рис. 63. *Плазмодесмы. Участок оболочек трех смежных клеток при средних увеличениях электронного микроскопа (схематизировано): 1 – эндоплазматический ретикулум смежных клеток сообщается между собой через десмотубулы (каналы плазмодесм); 2 – плазмалемма выстилает каналы, отграничивая цитоплазму от оболочки; 3 – элементы эндоплазматического ретикулума; 4 – срединная пластинка; 5 – первичная оболочка; 6 – гиалоплазма (по И. А. Корчагиной)*

При формировании вторичной клеточной стенки линейный рост клеток становится невозможен, поэтому этот процесс всегда сопровождается уменьшением объема протопласта (протопласт – содержимое живой клетки, за исключением клеточной оболочки). В некоторых случаях клетки, имеющие вторичные утолщения оболочек, сохраняют живой функционирующий протопласт (к примеру, клетки колленхимы – механической ткани, хотя здесь оболочка утолщается не везде, а лишь в определенных участках), но очень часто утолщение приводит к серьезному нарушению транспорта веществ, в результате чего протопласт отмирает, а главную функцию выполняет мощная оболочка (например, склеренхима – см. рис. 61). В этом случае оболочки одревесневают, т.е. пропитываются лигнином (*лат.* lignum – древесина). Одревеснение наблюдается у всех высших растений, за исключением мохообразных.

В результате повышается механическая прочность и понижается водопроницаемость.

Лигнин не является углеводом, а происходит из ароматических спиртов. Во вторичной оболочке его содержание доходит до 25 – 30%.

Кроме лигнина, в оболочке клеток некоторых неспециализированных тканей могут накапливаться вещества, обладающие гидрофобными свойствами: растительные воска, кутин и суберин (*лат.* suber – пробка). Суберин откладывается на внутренней поверхности стенок клеток пробки, что вызывает нарушение проницаемости и гибель клеток. Из суберина образуются и пояски Каспари клеток эндодермы (эндодерма – самый внутренний слой первичной коры, эндодерму стебля также называют крахмалоносным влагалищем из-за отложений крахмала) корня. Кутин выделяется эпидермальными клетками, где он вместе с растительными восками образует защитную кутикулу.

Итак, каждая растительная клетка заключена в сложно устроенный деревянный футляр. Но что это дает клетке? Клеточная стенка выполняет множество функций, но наиболее важными представляются две – *роль наружного скелета и обеспечение возможности тургора* (*лат.* turgescere – набухать).

Наличие оболочки лишает клетку возможности изменять свою форму. Для животных клеток это не приемлемо, т.к. резко ограничивает подвижность. Однако растительные организмы являются автотрофами и поэтому в значительно меньшей степени нуждаются в перемещении своего тела в пространстве. Напротив, жесткая оболочка фиксирует клетку. Особенно четко роль клеточной стенки прослеживается у высших наземных растений.

Наземные формы растений должны как-то поддержать тело над землей. Воздух, по причине малой плотности, не может поддерживать растение, поэтому наличие жесткой клеточной стенки, в особенности мощной вторичной, пришлось как нельзя кстати. Но клетка

не может без ограничения увеличивать толщину стенки, сохраняя при этом живой протопласт, т.к. нарушается транспорт веществ. И действительно, значительная часть клеток живого растения мертва, а функционируют у них именно толстые оболочки (ксилема – тип проводящей ткани, по которой осуществляется транспорт воды с растворенными в ней минеральными веществами по направлению от корня ко всем структурам побега, склеренхима – тип механической ткани, образованной исключительно толстостенными мертвыми клетками).

Живая растительная клетка характеризуется тургором – давлением, которое оказывает протопласт на клеточную стенку, и, если бы ее не было, клетка разорвалась бы. Тургор выполняет функцию опоры у живых клеток, стенки которых не имеют сильно выраженного вторичного утолщения. Это особенно характерно для травянистых растений.

Кроме того, в клеточных стенках могут запасаться питательные вещества.

Клеточные стенки разделяют организм растения на два пространства. То из них, которое объединяет между собой все протопласты, связанные между собой посредством плазмодесм, называется *симпластом*. Пространство, которое отграничено клеточными стенками и включает в себя межклетники, называется *апопластом*. Соответственно транспорт через плазмодесмы называется *симпластическим*, а транспорт по оболочкам и межклетникам – *апопластическим*.

Растительные клетки довольно прочно связаны между собой в основном за счет срединной пластинки. Мы уже говорили, что в ее состав входит большое количество пектинов. Если их каким-то образом растворить, то клетки потеряют связь друг с другом. Такой процесс носит название *мацерации*. Ее можно вызвать искусственным путем с помощью некоторых веществ, но часто встречается природная мацерация (ее легко можно наблюдать у перезрелых плодов дыни, арбузов, помидоров или бананов).

ПЛАСТИДЫ

Пластиды являются органеллами, присущими исключительно растениям. В различных количествах они присутствуют в любой живой растительной клетке и в своей совокупности образуют *пластидом клетки.* Популяция пластид гетерогенна. Различие состоит прежде всего в неодинаковой окраске, которая, в свою очередь, определяется функцией органелл. Выделяют три основных типа пластид: *хлоропласты* (зеленые), *хромопласты* (различные пластиды от желтого до красного цветов) и *лейкопласты* (бесцветные). Всех их объединяет общее происхождение, наличие внутренних мембран, а также собственного генома и аппарата биосинтеза белка, что говорит о некоторой автономности этих органелл. Обычно в каждой клетке можно обнаружить только один тип пластид.

Хлоропласты имеют наибольшее значение для растения. Они встречаются у большинства живых клеток зеленых органов растения и часто занимают большую часть объема протопласта. Форма хлоропластов чаще всего бывает линзовидной, хотя у водорослей (у них чаще всего присутствует всего один огромный хлоропласт, называемый *хроматофором*) она может быть очень разнообразной – чашеобразной, спиралевидной и др. Хлоропласты очень крупные внутриклеточные структуры. Нередко их размер превышает размер ядра, но обычно ширина 2 – 4 мкм и длина – 5 – 10 мкм. Хроматофоры водорослей еще больше – до 50 мкм в длину. Численность хлоропластов в различных клетках очень варьирует – от 5 – 7 в клетках эпидермы тополя до 1000 в гигантских клетках мезофилла листьев махорки. Вообще хлоропласты особенно многочисленны в тех клетках, которые хорошо освещены (исключение – большинство клеток эпидермиса, где их мало), клетки корня, как правило, не имеют этих пластид. Нет их и в выделительных клетках. Общая численность хлоропластов взрослого дерева может доходить до ста миллиардов.

В клетке хлоропласт обычно располагается в пристеночной цитоплазме, причем их форма и численность может изменяться в ответ на действие некоторых факторов окружающей среды. Например, у растущих в тени растений хлоропласты становятся крупнее и богаче хлорофиллом. Положение этих органелл в клетке также непостоянно и зависит от интенсивности освещения.

Хлоропласты устроены сложнее большинства органелл и во многом сходны с митохондриями (рис. 64). Они имеют оболочку, образованную двумя мембранами, между которыми находится межмембранное пространство шириной около 20 – 30 нм. Оболочка ограничивает содержимое хлоропласта, заполненное стромой (ее также называют матриксом). Однако, в отличие от митохондрий, хлоропласты имеют еще и третью мембранную систему – *ламеллярную*. Она происходит от внутренней мембраны оболочки, но связь ее с ламеллами у взрослого хлоропласта представляется спорной.

Внутренние мембраны образуют мешочки двух типов. Одни из них имеют вид небольшого диска с межмембранным пространством около 20 – 30 нм. Такие диски называются *тилакоидами*. Они образуют стопки – *граны*, которые лежат очень тесно, но не сообщаются между собой. Количество тилакоидов в гране достигает нескольких десятков, поэтому граны можно различить даже под световым микроскопом.

Другой тип мешочков называют *ламеллами стромы*, или *межгранными тилакоидами*. Они имеют гораздо большую длину и простираются от одной граны до другой.

Наличие и количество тилакоидов свидетельствует об интенсивности фотосинтетических реакций, потому что именно в их мембранах находятся необходимые пигменты и другие соединения, осуществляющие фотосинтез. Подробнее о пигментах рассказано в разделе, посвященном фотосинтезу.

Подобно митохондриям, хлоропласты имеют собственную ДНК, которая находится в строме и представляет собой кольцевую молекулу, а также рибосомы. Хло-

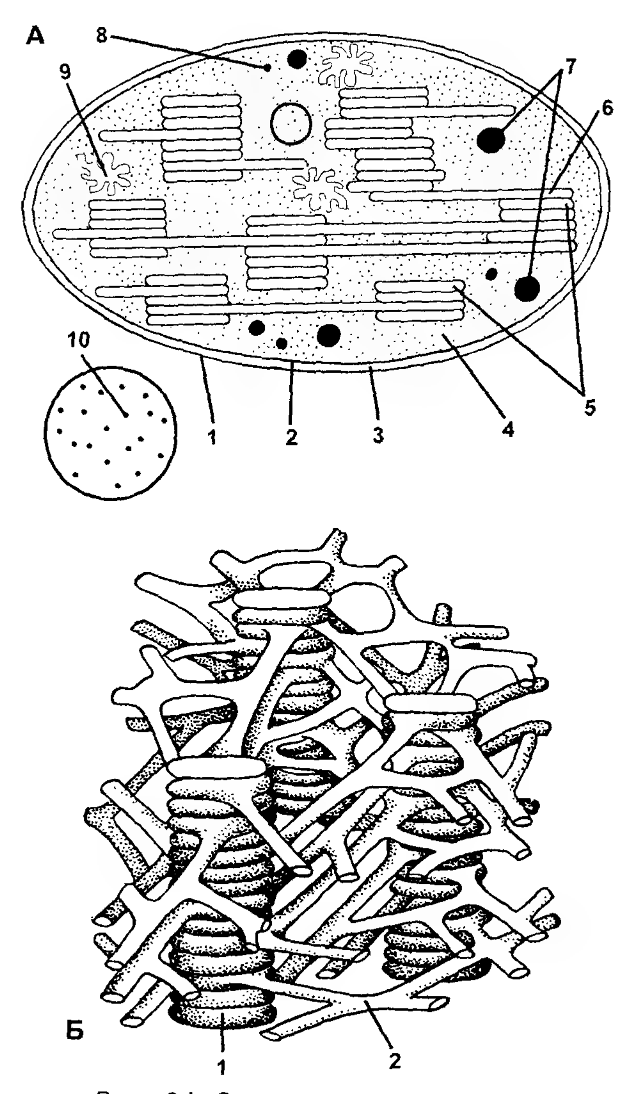


Рис. 64. *Строение хлоропласта:*
А – продольный разрез через хлоропласт: 1 – наружная мембрана, 2 – внутренняя мембрана, 3 – межмембранное пространство, строма (матрикс), 4 – строма, 5 – граны (стопки) тилакоидов, 6 – ламеллы стромы (межгранный тилакоид), 7 – капли жира, 8 – крахмальное зерно, 9 – ДНК, 10 – рибосома;
Б – трехмерная схема расположения и взаимосвязи ламелл и гран внутри хлоропласта: 1 – граны, 2 – ламеллы (по Н.И. Арронет, с изменениями и дополнениями)

ропласты способны самостоятельно синтезировать около сотни белков, которые, в частности, входят в состав рибосом и мембран тилакоидов. Однако автономия далеко не полная и органеллы нуждаются в белках, синтез которых определяется геномом ядра. Полагают, что ни один из синтезированных в пластиде белков не покидает органелл.

Кроме всего перечисленного, в строме хлоропласта присутствуют включения в виде капель жира или крахмальных зерен. Причем структура включений может нести специфическую информацию о клетке.

Хромопласты представляют собой видоизмененные хлоропласты (рис. 65). Сохраняя общий тип строения, хромопласты имеют ряд существенных отличий. Размеры у них меньше, отсутствует внутренняя мембранная система, поэтому нет и хлорофилла. Красный цвет обусловлен пигментами, которые относят к числу каротиноидов. Эти вещества могут находиться в строме хромопласта в двух состояниях. Поскольку каротиноиды принадлежат к числу жирорастворимых соединений, их можно обнаружить растворенными в каплях жира. Такие капли называются *пластоглобулами*. Они могут занимать значительный объем хлоропласта. Следует отметить, что размер и количество пластоглобул у разных растений широко варьирует и является видоспецифическим признаком.

Другим способом накопления каротиноидов является кристаллизация пигмента. В этом случае хромопласт приобретает форму находящегося внутри него кристалла, часто очень разнообразную. У растений такой тип встречается нечасто, например в клетках зрелых плодов арбуза или корнеплодов моркови.

Хромопласты легко обнаружить в клетках лепестков цветов (что придает цветам яркость и, несомненно, способствует привлечению насекомых-опылителей), зрелых плодов, реже в вегетативных органах (свекла, морковь, листья в период опадения). Биологическая роль хромопластов в жизни растений до сих пор не ясна.

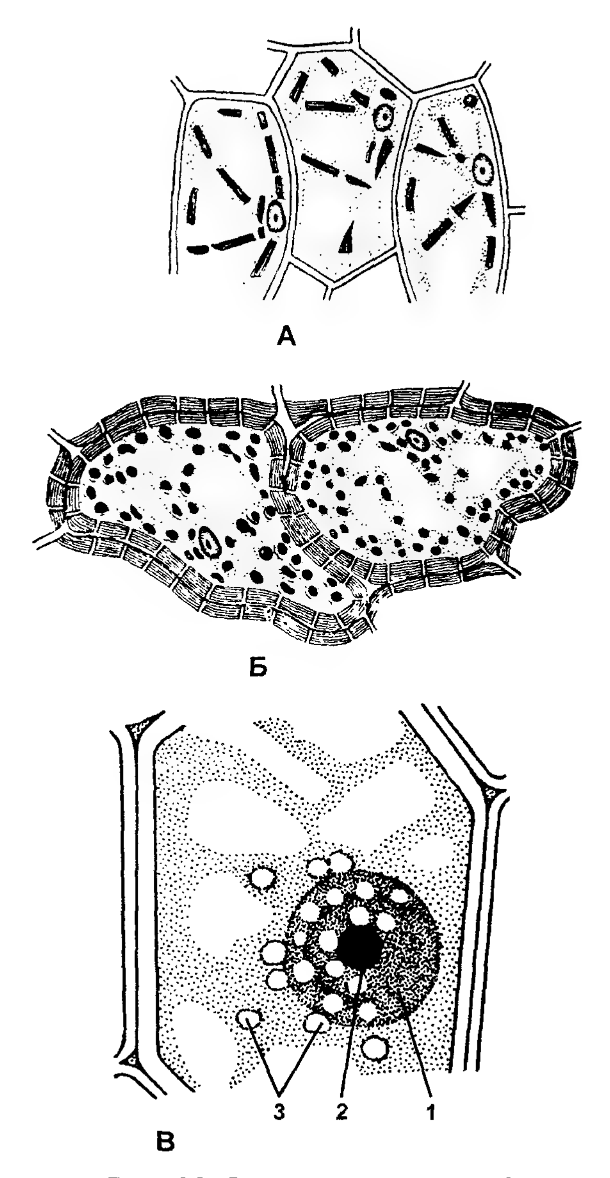


Рис. 65. *Различные типы пластид:*
А – хромопласты в клетках корнеплода моркови; Б – хромопласты в клетках околоплодника красного перца; В – лейкопласты, сгруппированные вокруг ядра в эпидермальной клетке традесканции: 1 – ядро, 2 – ядрышко, 3 – лейкопласты (по В.Х. Тутаюк, с изменениями)

Лейкопласты. В отличие от предыдущих, этот тип пластид вообще не содержит никаких пигментов (см. рис. 65). Лейкопласты имеют строение, общее для всех пластид, но внутренняя мембранная система, хоть и присутствует, развита слабо. Можно обнаружить никак не ориентированные тилакоиды или мембранные пузырьки. Популяция лейкопластов гетерогенна. Она включает в себя несколько групп неокрашенных пластид, различающихся, в основном, по функциям.

Лейкопласты, в которых запасается крахмал, называются *амилопластами*, белки – *протеинопластами*, жиры – *элайопластами* (или *олеопластами*). Бесцветные пластиды растений, которые выращивали без освещения, называются *этиопластами* (при наличии света они легко превращаются в хлоропласты).

Под световым микроскопом лейкопласты определяются с трудом по причине одинакового коэффициента светопреломления, что и гиалоплазма. Определенную путаницу еще вызывает близкая к шаровидной форма лейкопластов, что делает их похожими на пропластиды (о них речь пойдет позже). Обнаружить лейкопласты можно в любых клетках, которые не подвергаются действию света, – корень, клубни, семена и др.

Размножение и развитие пластид. Хроматофоры водорослей делятся перетяжкой, и этот процесс обычно связан с делением клетки.

Хлоропласты высших растений также способны делиться, хотя у них этот процесс проходит нечасто, а при низких температурах останавливается совсем.

У высших растений все пластиды происходят от общего предшественника – *пропластид*, которые, в свою очередь, развиваются из двухмембранных *инициальных частиц*. Эти частицы наследуются **только по материнской линии через яйцеклетку, спермии их не содержат.**

Пропластиды представляют собой частицы шаровидной формы диаметром 0,4 – 1 мкм. Чаще всего они встречаются в клетках меристемы, где могут размножаться путем деления или почкованием. Из пропластид

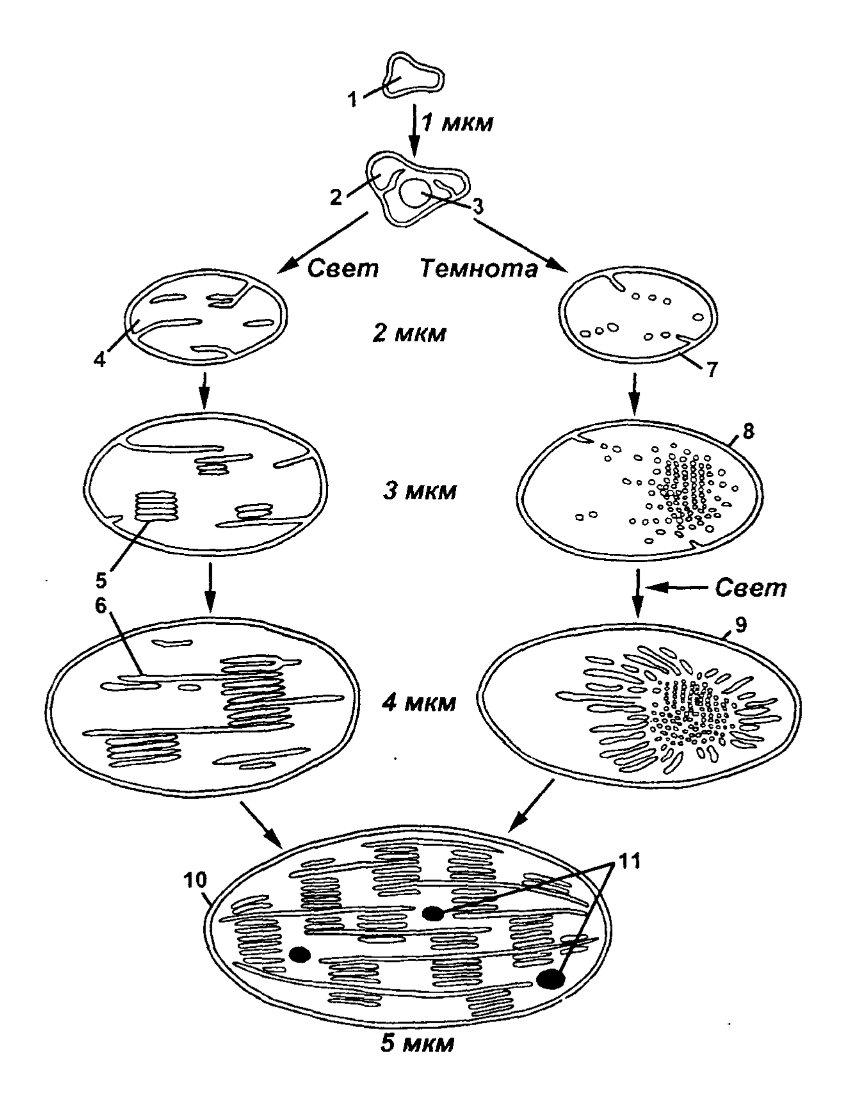


Рис. 66. *Онтогенез хлоропластов (подробное описание дано в тексте):*
1 – инициальная частица; 2 – впячивание внутренней мембраны; 3 – крахмальное зерно; 4 – образование внутренней ламеллярной системы; 5 – грана; 6 – ламелла стромы; 7 – пластида с множеством пузырьков, образованных из впячиваний внутренней мембраны; 8 – проламеллярное тело; 9 – образование ламелл; 10 – полностью сформированный хлоропласт; 11 – липидные капли (по Мюлеталеру и Фрей-Висслингу)

развиваются лейкопласты (они обычно имеют более крупные размеры), из них – хлоропласты, которые, в свою очередь, затем становятся хромопластами.

Развитие хлоропластов на свету и в темноте идет не одинаково (рис. 66). При освещении на внутренней мембране предшественника образуются инвагинации и складки. Из них затем развиваются тилакоиды и ламеллы стромы, т.е. формируется внутренняя мембранная система.

В темноте процесс идет иначе. Вместо тилакоидов и ламелл из внутренней мембраны оболочки образуется множество пузырьков, в мембранах которых находится *прохлорофилл* – предшественник хлорофилла. Такие пластиды называются *этиопластами.* На свету у них быстро формируются тилакоиды, прохлорофилл превращается в хлорофилл и этиопласт становится хлоропластом. Аналогично, при помещении растения в темноту, хлоропласты превращаются в этиопласты, но этот процесс также обратим.

Известны и другие взаимопревращения пластид. В частности, лейкопласты в выделительных клетках сразу превращаются в хромопласты. Обработка некоторыми фитогормонами делает процесс трансформации хлоропластов в хромопласты обратимым.

Эволюция пластид. В отношении происхождения двухмембранных органелл в настоящее время широко распространена теория эндосимбиоза. Согласно ей митохондрии и пластиды, на ранних этапах эволюции, возникли из проникших в эукариотические клетки прокариот. При этом из гетеротрофных прокариот развились митохондрии, а из автотрофных (вероятней всего, из сине-зеленых водорослей) – хлоропласты. Считается, что именно эукариотические клетки, которые содержали как митохондрии, так и пластиды, в своем эволюционном развитии дали начало царству растений.

Сторонники теории эндосимбиоза руководствуются тем, что прокариотические клетки и двухмембранные органеллы имеют сопоставимые размеры. Много

общего в укладке генетического материала (в обоих случаях он представлен кольцевой молекулой ДНК, не защищенной гистонами). Одинаковые у них и рибосомы – 70 S (эукариотические клетки содержат более крупные рибосомы, имеющие коэффициент седиментации 80 единиц Сведберга). Объединяет также сходная чувствительность к антибиотику левомицетину, который подавляет синтез белка. Однако прямых убедительных доказательств пока не существует.

ВАКУОЛИ

Практически каждая растительная клетка содержит вакуоли. Но, в отличие от животных клеток, у которых такие структуры тоже есть, вакуоли растений выполняют гораздо больше функций. Если в животной клетке принято выделять три основных ее компонента – плазмалемму, цитоплазму и ядро, то в клетках растений крупные вакуоли справедливо рассматривать как четвертый компонент, т.к. по ряду причин их нельзя отнести к органеллам цитоплазмы.

Вакуоли образуются из *провакуолей* – небольших мембранных пузырьков, которые отшнуровываются от элементов гладкого или шероховатого эндоплазматического ретикулума или от мешочков комплекса Гольджи. Такие мембранные структуры можно обнаружить уже в меристематических клетках. Затем пузырьки сливаются и образуют вакуоли значительных размеров (рис. 67). Они в среднем занимают около 30% объема протопласта. Однако в старых клетках все вакуоли могут сливаться в одну гигантскую *центральную вакуоль*. Она часто занимает до 90% объема протопласта, а иногда даже более. Вообще уместно отметить, что в процессе роста клетки ее объем увеличивается *за счет увеличения объема вакуоли*, а не цитоплазмы.

От цитоплазмы вакуоль отделена собственной мембраной, которая называется *тонопластом* (*лат.* tonus – напряжение и *греч.* plastos – оформленный). Толщина

тонопласта несколько больше, чем у мембран эндоплазматического ретикулума, но меньше, чем у плазмалеммы.

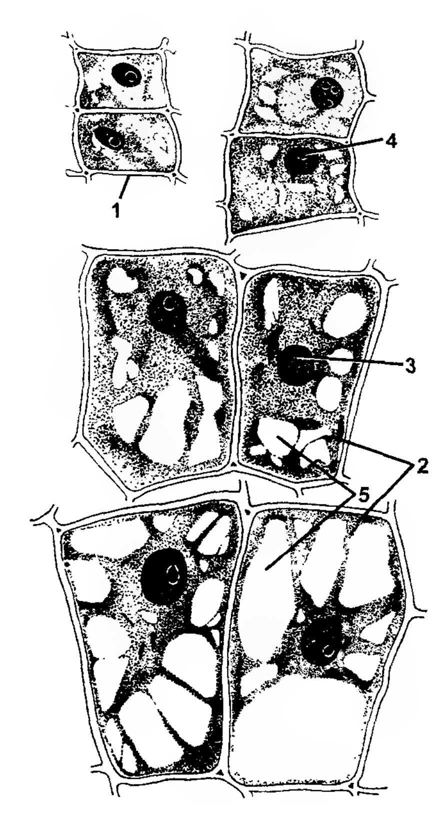


Рис. 67. *Формирование вакуолей: 1 – стенка; 2 – цитоплазма; 3 – ядро; 4 – ядрышко; 5 – вакуоли (по Роббинсу, Виеру и Стокингу)*

Основная функция тонопласта заключается в транспорте веществ. Поскольку химический состав гиалоплазмы и содержимого вакуоли серьезно различается, плазмалемма и тонопласт функционируют по-разному. Так, тонопласт содержит АТР-зависимый H^+-насос, который накачивает протоны внутрь вакуоли, создавая невысокую величину pH содержимого вакуоли. Транспорт через тонопласт также может совершаться и без участия АТР. Например, особые системы могут переносить в вакуоли аминокислоты против градиента концентрации.

Содержимое вакуолей называется *клеточным соком*. Основную часть его составляет вода, в которой растворены различные вещества. Такие растворы могут быть истинными, если растворенное вещество состоит из небольших полярных молекул, или коллоидными, если растворены высокомолекулярные биополимеры. Изредка встречаются включения в виде гранул.

Вещества, растворенные в клеточном соке, разнообразны. Вакуоль является внутриклеточным резервуаром ионов Na^+, которые избирательно поглощаются

тонопластом. В результате концентрация Na^+ в клеточном соке становится в 4 – 5 раз больше, чем в гиалоплазме. Кроме этого в клеточном соке присутствуют метаболиты первичного обмена (углеводы, белки, органические кислоты) и вторичного (пигменты, алкалоиды, танины). Состав и концентрация содержащихся в вакуоли веществ очень различаются в зависимости от функционирования клетки, ее специализации, а также вида растения. В частности, органические кислоты присутствуют в клеточном соке незрелых плодов, что определяет их кислый вкус. По мере созревания плодов кисло́ты расходуются, участвуя в энергетическом обмене клетки, в результате чего их концентрация уменьшается и вкус плодов перестает быть кислым.

В вакуолях зрелых плодов в большом количестве накапливаются углеводы в виде моносахаридов (глюкоза и фруктоза во многих сочных плодах) и дисахаридов (сахароза в вакуолях сахарного тростника и сахарной свеклы). Реже накапливаются полисахариды (в виде слизей у кактусовых). *Танины* относят к дубильным веществам. Они придают вяжущий вкус и в наибольших количествах присутствуют в коре стеблей и корней. *Алкалоиды* включают в себя группу азотсодержащих веществ. К ним относят кофеин, морфин, кодеин, хинин, каучук и др. В состав клеточного сока могут также входить *пигменты* из группы *антоцианов*. Они имеют желтый, красный или синий цвет и, наряду с пластидами, определяют яркую окраску лепестков цветков, что способствует привлечению насекомых-опылителей.

Клеточный сок внутри вакуоли обычно не имеет структурной организации, и его оптическая прозрачность предопределила название этого компонента клетки (вакуум – пустота).

Функции вакуолей очень разнообразны, но наиболее существенными являются четыре: создание тургора, запасание необходимых клетке веществ и отложение веществ, вредных для клетки, а также ферментативное

расщепление органических соединений (эта функция сближает вакуоли с лизосомами). Рассмотрим каждую из этих функций более внимательно.

Как уже отмечалось, химический состав содержимого вакуолей сильно отличается от гиалоплазмы. Клеточный сок гипертоничен по отношению к окружающему вакуоль раствору. Вода через тонопласт, который, как и все биологические мембраны, обладает свойством полупроницаемости, поступает внутрь вакуоли, стремясь разбавить ее содержимое. Напомним, что движение растворителя через мембрану к растворенному веществу по градиенту концентрации носит название осмоса. Вакуоль увеличивается в объеме и «прижимает» цитоплазму с ядром к клеточной стенке, оказывая на нее определенное давление, которое и будет тургорным. Клетка может регулировать величину тургорного давления, изменяя концентрации осмотически активных веществ, таких как низкомолекулярные углеводы и электролиты. Тургорное давление зависит от соотношения воды и электролитов в окружающем клетку растворе. В жаркий день растение из-за транспирации теряет много воды, и ее дефицит приводит к тому, что внеклеточная жидкость становится гипертоничной по отношению к внутриклеточной. Это происходит потому, что потеря воды не сопровождается выведением адекватного количества ионов. В результате вода, опять же в силу осмоса, выходит из клетки для того, чтобы уравновесить концентрации ионов. При этом объем вакуоли и всего протопласта в целом уменьшается, что приводит к отхождению протопласта от клеточной стенки. Этот процесс легко наблюдать в световом микроскопе, для чего кусочек ткани растения следует положить в гипертонический раствор соли или сахара. Такая реакция клетки называется *плазмолизом* (рис. 68). Плазмолиз обратим, и при разбавлении окружающего клетку раствора водой протопласт восстанавливает свой объем и вновь появляется тургор.

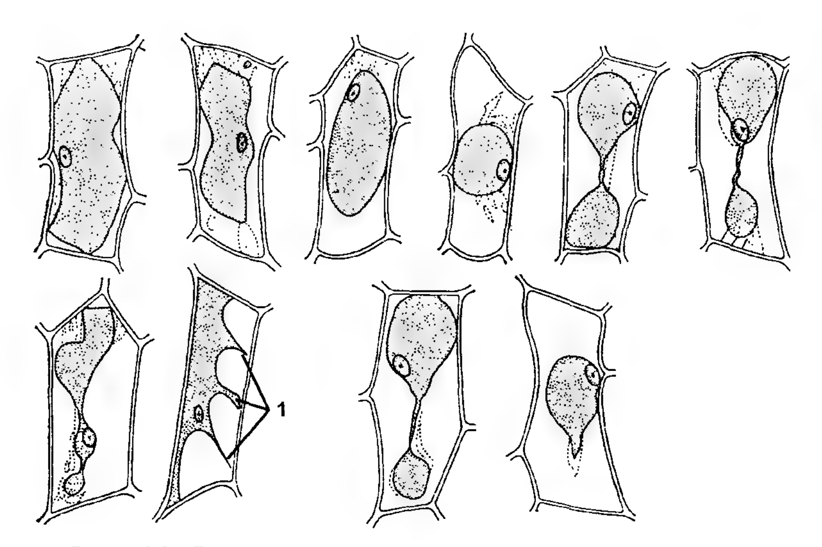


Рис. 68. *Различное состояние плазмолизированных клеток в клетках кожицы лука – Allium cepa:*
1 – нити Гехта – тяжи цитоплазмы, связанные с клеточными стенками (по В.Х. Тутаюк, с изменениями и дополнениями)

Выше указывалось, что в клеточном соке в больших количествах накапливаются моно- и дисахариды, придавая сладкий вкус плодам, но, кроме углеводов, могут запасаться и другие вещества, в частности белки. Особенно это характерно для клеток семян. Белок запасается в особых вакуолях, которые называют *алейроновыми*. Эти вакуоли происходят из пузырьков, отшнуровывающихся от цистерн гранулярного эндоплазматического ретикулума. Вначале белки находятся в виде коллоидного раствора, и в семенах, находящихся на стадии молочной спелости, не имеют плотной консистенции. Затем в процессе созревания семена теряют лишнюю влагу, что приводит к образованию твердых безводных вакуолей – *алейроновых зерен*.

Кроме полезных веществ, в вакуолях могут также накапливаться и токсичные соединения. Они избирательно поглощаются из гиалоплазмы и тем самым перестают мешать правильному течению биохимических

реакций в клетке. Накопление в клеточном соке ядовитых веществ может иметь два объяснения. Первое заключается в изоляции соединений, высокая концентрация которых в клетке может быть опасной. При этом нужно помнить, что токсические вещества не удаляются из клетки, а лишь извлекаются из метаболизма (несколько сходную функцию выполняет жировое тело у насекомых). Второй причиной является то обстоятельство, что растение с накопленными в нем ядовитыми веществами становится несъедобным для травоядных животных.

Ферментативная функция вакуолей проявляется по-разному. Так, алейроновые зерна при прорастании семян наполняются влагой, и содержащиеся в них гидролитические ферменты расщепляют белки до аминокислот. Те, в свою очередь, окисляясь, дают необходимую для развивающегося зародыша энергию. Нередко тонопласт образует инвагинации, в результате чего в вакуоли оказываются участки цитоплазмы с органеллами, которые подвергаются расщеплению (аутолизу).

ВКЛЮЧЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ

Для растительных клеток включения характерны в той же мере, что и для животных. Однако здесь имеются определенные особенности. Вообще под этим термином подразумеваются вещества, которые либо на данном этапе выведены из метаболизма, либо являются конечными продуктами биохимических реакций, проходящих в клетке. Такие вещества обычно проявляют химическую и физическую инертность, поэтому они могут накапливаться (часто в больших количествах), не оказывая особого воздействия ни на pH, ни на осмотические свойства цитоплазмы. Включения могут находится в жидком, аморфном или кристаллическом состоянии, приобретать различную форму, неодинаковую у разных видов растений. Поэтому

включения имеют важное систематическое значение, позволяя правильно распознавать вид растения.

К первой группе относят **трофические включения**. Они характерны для всех клеток, но особенно многочисленны в органах, которые запасают питательные вещества (например, в корнях, паренхиме побегов, семенах и др.). Трофические включения бывают трех типов: *крахмальные зерна*, *белковые гранулы* или *кристаллы* и *липидные капли*.

Крахмальные зерна представляют собой полимер глюкозы. Химически крахмал близок к целлюлозе и состоит из двух компонентов: амилозы, в которой остатки располагаются линейно, и амилопектина, имеющего многочисленные ответвления от основной углеродной цепи. Первоначально глюкоза образуется в хлоропластах в результате реакций фотосинтеза, где при избытке моносахаров вначале откладывается первичный крахмал (такие отложения могут быть очень значительными и иногда занимают более половины объема хлоропласта), который в темное время суток посредством ферментов подвергается гидролизу. Образовавшаяся при этом глюкоза транспортируется в неосвещаемые части растения. Там она вновь подвергается реакции поликонденсации и трансформируется в крахмал, который откладывается в виде крахмальных зерен. Эти структуры образуются в бесцветных пластидах – амилопластах. Для этого в них сначала формируются один или несколько центров инициации. Затем вокруг этих центров слоями друг на друга откладывается крахмал. В итоге образуется оформленное крахмальное зерно (рис. 69). Такое зерно обладает изотропным эффектом, т.е. способно к двойному лучепреломлению поляризованного света.

Сформировавшиеся крахмальные зерна могут достигать 100 мкм в поперечнике (клетки клубней картофеля), заполняя почти весь объем пластиды. Расположение зерен в амилопласте, а также их количество,

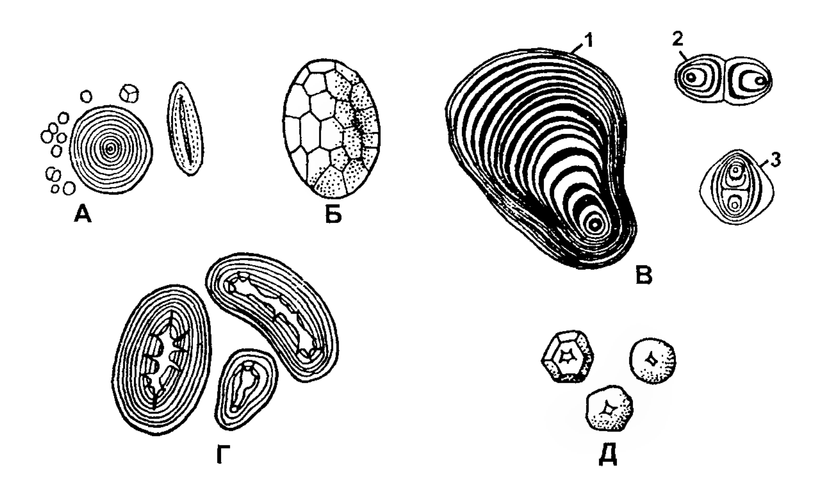


Рис. 69. *Крахмальные зерна:*
А – пшеницы (слева показаны в плане, справа – с ребра), Б – овса (сложное крахмальное зерно), В – картофеля: 1 – крупное отдельное зерно, 2 – сложное и 3 – полусложное зерно; Г – фасоли, Д – кукурузы (по Гуттенбергу)

форма и размер являются видоспецифическими признаками, позволяющими определить видовую принадлежность исследуемого растения.

Крахмал является чрезвычайно удобным запасным веществом. Несмотря на то что его молекулы состоят из полярных (а поэтому гидрофильных) остатков глюкозы, гигантские размеры молекул делают его практически нерастворимым (хотя крахмал способен набухать в воде, образуя коллоиды, – это свойство используется при приготовлении клейстера) и, следовательно, неспособным активно влиять на показатели гиалоплазмы. В то же время, при необходимости, крахмал легко гидролизируется до глюкозы, которая быстро вступает в реакции катаболизма.

Белковые гранулы можно обнаружить в различных структурах клетки – гиалоплазме, пластидах, эндоплазматической сети вакуолях, а также в ядре. В клетках сухих семян содержание запасенного белка может достигать 25% массы. Белковые отложения

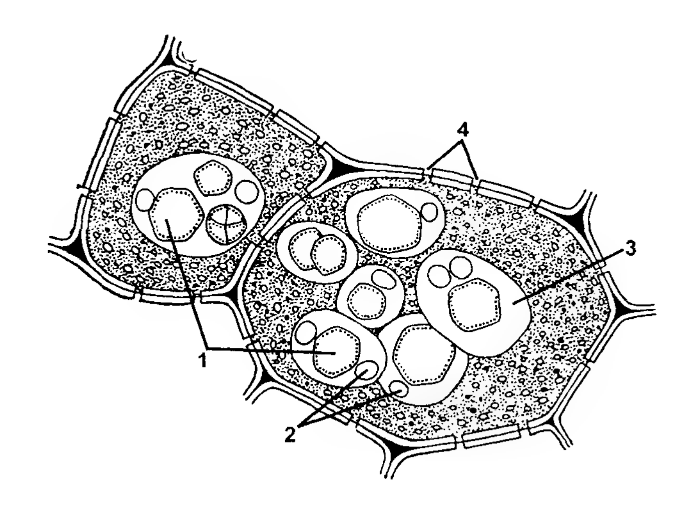


Рис. 70. *Алейроновые зерна в клетках из питательной ткани семени клещевины, из которых извлечена часть масла: в алейроновых зернах находятся кристаллоиды (1) и глобоиды (2), погруженные в аморфную белковую массу (3), 4 – поры в оболочке (по Каусману)*

встречаются в аморфном и кристаллическом состояниях, чаще всего обнаруживаются *алейроновые зерна* (рис. 70). Эти образования покрыты мембраной и при ближайшем рассмотрении представляют собой наполненные белком обезвоженные вакуоли. Семя при прорастании активно впитывает воду. Это приводит к обводнению вакуолей. Запасенные белки с помощью ферментов расщепляются до аминокислот. Последние транспортируются к интенсивно растущим частям зародыша и подвергаются энергетическому распаду. В результате алейроновые зерна вновь становятся типичными вакуолями клетки.

Липидные капли являются мощным источником энергии в клетке. В отличие от углеводов и белков, которые обладают гидрофильностью и откладываются в виде твердых структур, молекулы липидов не полярны и поэтому гидрофобны. Обычно запасные липиды являются триглицеридами и откладываются в виде

жидких капель, которые не смешиваются с водой (основным компонентом гиалоплазмы) и химически инертны. Энергетическая ценность липидов вдвое выше, чем у белков или углеводов, что позволяет содержащим их тканям или семенам иметь меньшую массу и размеры. Содержание липидов в клетках зрелых семян (например, арахиса или подсолнечника) может достигать 40% сухой массы. За редким исключением растительные жиры имеют большое количество ненасыщенных жирных кислот. Это обстоятельство делает потребление растительных жиров чрезвычайно полезным для здоровья человека, например в качестве профилактической меры против атеросклероза.

Вторую группу включений составляют вещества, не имеющие энергетической ценности. Как правило, эти включения являются отходами жизнедеятельности клетки. Необходимо отметить, что растения не обладают

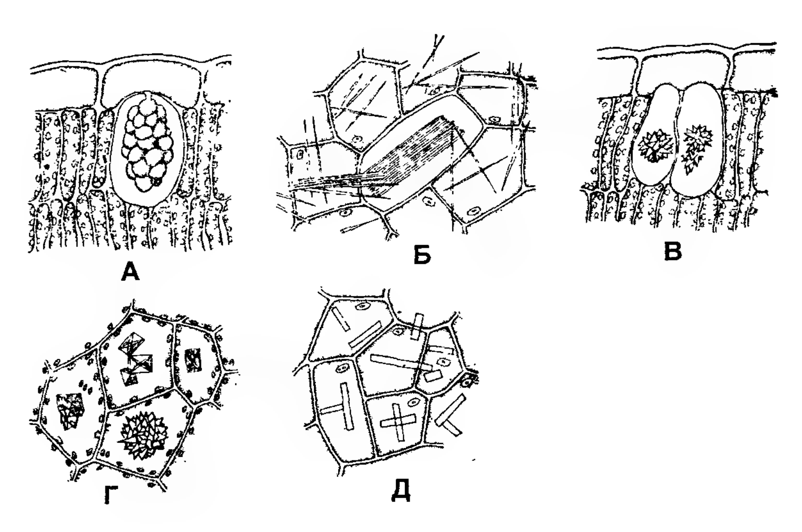


Рис. 71. *Кристаллы и скопления минеральных солей в клеточном соке:*

А – цистолит в клетке кожицы инжира – Ficus carica; Б – рафиды в клетках листа традесканции виргинской – Tradescantia virginica; В – друзы в палисадных клетках листа инжира; Г – друзы и простые кристаллы в клетках черешка бегонии – Begonia rex; Д – простые кристаллы в клетках луковицы лука – Allium cepa (по В.Х. Тутаюк)

выделительной системой (в отличие от животных, хотя у растений имеются выделительные ткани, которые будут рассматриваться во 2-м томе в соответствующем разделе), что создает вполне определенные трудности с выведением ненужных клетке веществ. Жесткая клеточная стенка также ограничивает экзоцитоз. Ненужные клетке вещества образуют кристаллы различной формы: игольчатые, шаровидные и др. (рис. 71). Чаще всего встречаются кристаллы оксалата кальция. Эти кристаллы легко обнаружить в листьях перед осенним листопадом. Вероятно, таким образом растение избавляется от излишних солей кальция. Однако, если внезапно появляется дефицит ионов, кристаллы, растворяясь, могут компенсировать их недостаток.

➲ Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Назовите морфологические особенности растительной клетки.

2. Как формируется клеточная стенка?

3. Из каких компонентов состоит клеточная стенка?

4. Для чего нужна целлюлоза?

5. Что определяет механические свойства клеточной стенки?

6. Как устроены поры?

7. Какие типы пор вы знаете?

8. Что такое торус? Для чего он необходим?

9. Что такое плазмодесма?

10. Какие типы пластид вы знаете?

11. Как организованы хлоропласты?

12. Как устроены хромопласты и лейкопласты?

13. Назовите этапы развития пластид.

14. Назовите функции вакуолей.

15. Какие включения встречаются в растительных клетках?

СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ ПРОКАРИОТИЧЕСКОЙ КЛЕТКИ

Термин «микробиология» слагается из трех греческих слов: микрос – малый, биос – жизнь, логос – наука. Микробиология изучает мир микроорганизмов – микроскопических существ, по своим размерам находящихся за пределами видимости невооруженного глаза (их размеры должны быть менее 0,08 мм). Учитывая это, микробиология использует ряд специальных методов исследования. Помимо малых размеров, микроорганизмы характеризуются способностью к быстрому размножению, широким распространением в природе, легкой приспособляемостью к окружающим условиям, разнообразием физиологических признаков.

Изучение микроорганизмов необходимо исходя из следующих соображений:

– во-первых, весь живой мир построен по общему принципу (и микроскопические и макроскопические организмы), поэтому изучение микроорганизмов имеет большое познавательное значение, так как с его помощью можно получить информацию, труднодоступную при исследовании макроорганизмов;

– во-вторых, микроорганизмы вызывают ряд заразных (инфекционных) болезней человека, животных, растений (например, до XX века от инфекционных болезней погибало больше людей, чем от войн), вызывают разрушение многих продуктов труда человека (биодеградацию);

– в-третьих, микроорганизмы играют и полезную роль, в частности участвуют во многих естественных процессах (очищение почвы, водоемов, брожение, гниение, превращение минеральных и органических веществ), продуцируют многие необходимые в различных сферах деятельности человека химические вещества, на жизнедеятельности микроорганизмов основана новая отрасль промышленности – биотехнология.

Микробиология тесно связана с различными дисциплинами. Если в XIX веке она в основном возникла в тесной связи с ботаникой и зоологией, то в настоящее время микробиология неразрывно связана с биохимией, генетикой, цитологией, биофизикой, молекулярной биологией.

Объектами изучения микробиологии являются различные группы микроорганизмов, часть из которых относится к эукариотам (простейшие, водоросли, грибы), а большинство – к прокариотам (сине-зеленые водоросли, бактерии, актиномицеты, спирохеты, микоплазмы, риккетсии, хламидии). Эукариотические микроорганизмы описаны в разделах, посвященных растениям и животным, поэтому здесь мы подробно рассмотрим только прокариот.

Согласно 9-му изданию определителя Берги (1984 – 1986) прокариоты образуют царство Bacteria, которое подразделяется на 4 отдела. Отдел Gracilicutes включает микроорганизмы с мягкой клеточной стенкой (грамотрицательные бактерии). Во второй отдел Firmicutes вошли микроорганизмы с прочной клеточной стенкой (грамположительные бактерии). Третий отдел Tenericutes образуют микоплазмы. Наконец к отделу Mendosicutes отнесены архебактерии – наиболее примитивно организованные формы жизни, обитающие в экстремальных условиях (метанообразующие, облигатные галофильные, термоацидофильные бактерии).

МОРФОЛОГИЯ МИКРООРГАНИЗМОВ

Несмотря на единство строения, химического состава и функций, присущее всем клеткам, между эу- и прокариотическими клетками имеются существенные различия.

Прокариотическая клетка организована проще эукариотической. Большинство из них – это мелкие (как правило, не более 10 мкм) округлые, овальные или удлиненные клетки (рис. 72), которые, в отличие

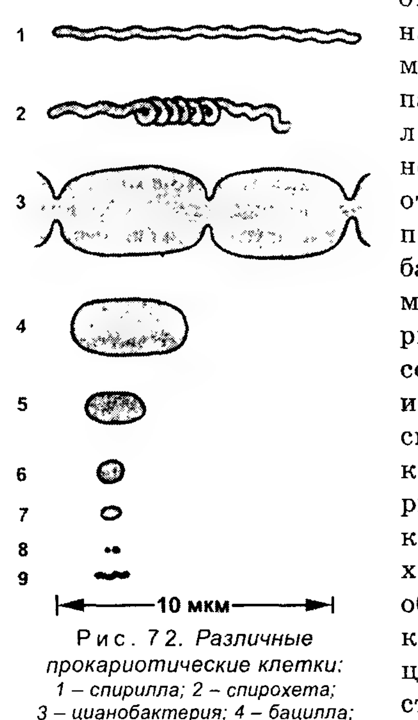
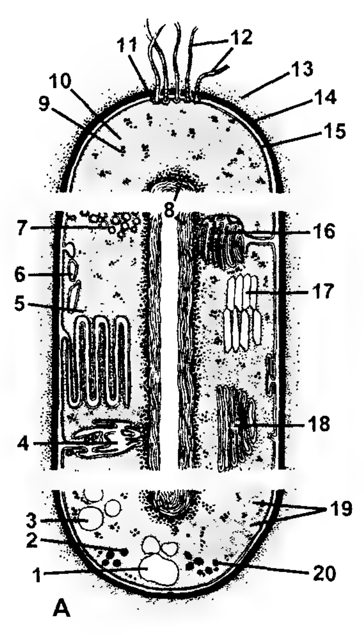


Рис. 72. *Различные прокариотические клетки:*
1 – спирилла; 2 – спирохета;
3 – цианобактерия; 4 – бацилла;
5 – кишечная палочка;
6 – стафилококк; 7 – риккетсия;
8, 9 – микоплазмы (по Б. Албертсу и соавт., с изменениями)

от эукариот, не разделены на клеточные компартменты. Отсутствие компартментализации, пожалуй, основная особенность строения прокариот (рис. 73). Типичными прокариотами являются бактерии, которые по форме подразделяются на сферические – кокки (*греч.* cockos – зерно), прямые или изогнутые палочки, спиральные или извитые клетки (вибрионы и спириллы). Некоторые клетки, разделившись, не расходятся, в результате чего образуются пары (диплококки, диплобактерии), цепочки (стрептококки, стрептобактерии) или пакеты кокков (сарцины). В то же время прокариоты широко различаются по своим физиологическим свойствам и очень быстро делятся. Так, в течение 10 – 11 часов потомство одной-единственной клетки в благоприятных условиях может достичь 4 млрд. особей.

Прокариоты легко адаптируются к условиям окружающей среды, у них очень часты спонтанные мутации, а необычайное биохимическое многообразие способствует их повсеместному распространению на Земле. Согласно современным представлениям все прокариоты произошли от предкового прокариотического организма, сходного с современной микоплазмой. Микоплазмы (mycoplasma) – хемогетеротрофные микроорганизмы, большинство из которых паразитируют у животных и



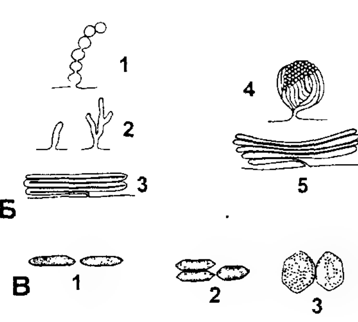


Рис. 73. *Схематическое изображение строения бактериальной клетки:*

А. Бактериальная клетка: 1 – гранулы поли-β-оксимасляной кислоты, 2 – жировые капельки, 3 – включения серы, 4 – трубчатые тилакоиды, 5 – пластинчатые тилакоиды, 6 – пузырьки, 7 – хроматофоры, 8 – ядро (нуклеоид), 9 – рибосомы, 10 – цитоплазма, 11 – базальное тельце, 12 – жгутики, 13 – капсула, 14 – клеточная стенка, 15 – цитоплазматическая мембрана, 16 – мезосома, 17 – газовые вакуоли, 18 – ламеллярные структуры, 19 – гранулы полисахарида, 20 – гранулы полифосфата. Основные структуры бактериальной клетки представлены в верхней части рисунка, дополнительные мембранные структуры, имеющиеся у фототрофных и нефототрофных бактерий, – в средней части, а включения запасных веществ – в нижней части;
Б. Мембранные структуры: 1 – везикулярные тилакоиды, 2 – тубулярные тилакоиды, 3 – ламеллярные тилакоиды, 4 – мезосомы, 5 – ламеллы;
В. Иные структуры: 1 – хлоросомы, 2 – газовые вакуоли, 3 – карбоксисомы (по Г. Шлегелю, с изменениями)

растений. Однако найдены и микоплазмы, свободно живущие в экологических нишах с высокой температурой. Размеры клеток у микоплазм колеблются в пределах от 0,3 до 0,9 мкм (в среднем 0,3 – 0,4 мкм). Важнейшей особенностью микоплазм является отсутствие у них клеточной стенки. Геном микоплазм самый маленький из всех известных организмов ($0,5 \times 10^9$ Да), он обладает информацией для синтеза около 750 белков, что, по-видимому, является минимальным для живых систем, имеющих клеточную организацию.

Плазматическая мембрана (*цитолемма*) у прокариот выполняет все свойственные мембранам функции:

транспортную, защитную, разграничительную, рецепции, восприятия сигналов внешней (для клетки) среды, участия в иммунных процессах, обеспечения поверхностных свойств клетки. Кроме того, плазматические мембраны у них выполняют еще ряд важнейших функций: в них локализуются ферменты цепи переноса электронов и окислительного фосфорилирования, осуществляется синтез компонентов клеточной стенки и капсулы, выведение внеклеточных ферментов. У фотосинтезирующих организмов фотосинтез также осуществляется на мембране; на внутренней стороне мембраны расположены сайты связывания ДНК, каждая из дочерних молекул ДНК после репликации прикрепляется к одному из сайтов, в результате роста мембраны молекулы ДНК расходятся, после чего формируется перемычка, разделяющая клетку на две.

Общий принцип устройства клеточных мембран прокариот не отличается от эукариот, однако в химическом составе имеется немало существенных различий (табл. 9), в частности в мембранах бактерий отсутствуют молекулы холестерина (холестерола) и некоторых других липидов присущих мембранам эукариот.

Таблица 9

Состав липидов клеточных мембран эукариот и прокариот

Липид	Эукариоты	Прокариоты
Холестерол	Имеется	Отсутствует[1]
Фосфатидилэтаноламин	Имеется	Имеется в больших количествах
Фосфатидилсерин	Имеется	Имеется в следовых количествах
Фосфатидилхолин	Имеется	Отсутствует
Сфингомиелин	Имеется	Отсутствует
Гликолипиды	Имеются[2]	Отсутствуют
Жирные кислоты	Насыщенные и ненасыщенные (моно- и поли-)	Только насыщенные или мононенасыщенные[3]

[1] *У микоплазм в состав мембран входят экзогенные стерины.*
[2] *У растений преобладают гликолипиды из глицерола.*
[3] *У некоторых цианобактерий имеются полиненасыщенные жирные кислоты.*

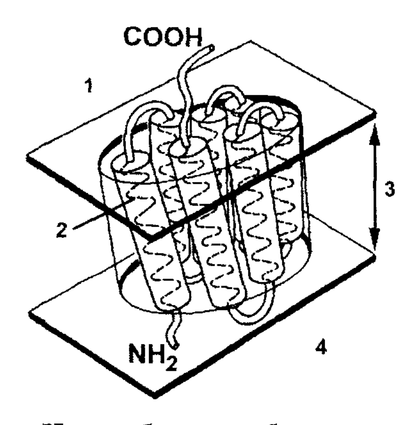


Рис. 74. *Структура молекулы бактериородопсина и ее расположение в липидном бислое:* *1 – цитоплазма; 2 – спираль; 3 – липидный бислой; 4 – внеклеточное пространство (по Б. Албертсу и соавт., с изменениями)*

Из мембранных белков прокариот лучше всего изучен транспортный белок бактериородопсин, который содержится в «пурпурной мембране» Halobacterium halobium. L-спираль бактериородопсина пересекает липидный бислой 7 раз (рис. 74). Бактериородопсин представляет собой полипептидную цепь, состоящую из 248 аминокислотных остатков и простетической группы – хромофора, поглощающего кванты света и ковалентно связанного с лизином. Под влиянием кванта света хромофор возбуждается, что приводит к конформационным изменениям полипептидной цепи.

Это вызывает перенос двух протонов с цитоплазматической поверхности мембраны на ее внешнюю поверхность, в результате чего в мембране возникает электрический потенциал, вызывающий синтез АТР. Среди мембранных белков прокариот различают пермеазы – переносчики, ферменты, осуществляющие различные синтетические процессы, в том числе и синтез АТР.

У различных микроорганизмов химический состав мембран варьирует (табл. 10).

У некоторых микроорганизмов плазматическая мембрана впячивается внутрь клетки, образуя стопки ламелл, напоминающих стопки блюдцев, – плоских мешочков, связанных с цитолеммой (например, у Nitrosomonas, Nitrosococcus, Nitrobacter). У цианобактерий и некоторых пурпурных бактерий имеется множество

Таблица 10

Состав мембран Micrococcus luteus (lysodeikticus) и фототрофных бактерий
(по Г. Шлегелю, 1987)

Компоненты	Содержание, % сухой массы мембран	
	M. luteus	пурпурные бактерии
Липиды	28 – 37	40 – 50
нейтральные	9	10 – 20
фосфолипиды	28	30
Белки	50	50
Гексозы	15 – 20	5 – 30

полиморфных мембранных мешочков – тилакоидов, связанных с мембраной и осуществляющих фотосинтетические процессы. Тилакоиды также являются производными цитолеммы, которые образуются в результате ее впячиваний. Встречаются тилакоиды различной формы: в виде плоских мешочков, трубочек, везикул разных размеров. Мембраны тилакоидов содержат хлорофиллы a и b, каротиноиды; в них локализуются ферменты, цепь переносчиков электронов, элементы системы фосфорилирования. Зеленые бактерии (Chlorobiaceae) также имеют мембранные структуры – хлоросомы, тесно соприкасающиеся с цитолеммой. Они содержат пигмент бактериохлорофилл. Наряду с этим некоторые прокариоты содержат газовые вакуоли (аэросомы), карбоксисомы, в которых находится рибулозодифосфаткарбоксилаза. Что касается мезосом, представляющих собой впячивания мембран причудливых форм, то в настоящее время их наличие подвергается сомнению и многие исследователи считают их артефактами. Имеются убедительные доказательства непрерывности всех мембранных структур прокариотической клетки.

Клеточная стенка у большинства прокариот (кроме микоплазм и L-форм бактерий) выполняет многочисленные функции. Это, в первую очередь, формообразование и защита от осмотического шока. В различных клетках клеточная стенка составляет от 5 до 50% сухой массы клетки.

В 1884 г. датский ученый Х. Грам разработал метод окраски, который дает возможность разделить бактерии

на две группы – грамположительные и грамотрицательные. Различная способность бактерий к окраске по Граму связана с особенностями строения их клеточных стенок, с большим содержанием у грамположительных бактерий РНК и наличием у них магниевой соли РНК, с различиями изоэлектрических точек у этих бактерий (у грамположительных бактерий изоэлектрические точки находятся при pH 2 – 3, у грамотрицательных – при pH 5). Грамположительные (Грам+) бактерии фиксируют комплекс генцианвиолета и йода, окрашиваясь в темно-фиолетовый цвет, этанол не обесцвечивает краску, и бактерии не окрашиваются дополнительно фуксином. Грамотрицательные (Грам–) бактерии воспринимают дополнительную окраску фуксином, так как указанный комплекс у них легко вымывается этанолом. Причина этого стала известна лишь в середине XX века, когда М. Солтон и соавторы разработали методы выделения очищенных клеточных стенок и изучили их химический состав и ультраструктуру. Оказалось, что характер окраски связан с фундаментальными различиями в строении поверхностных структур грамположительных и грамотрицательных клеток. И те и другие имеют плазматическую мембрану толщиной 75 Å, которая у грамположительных клеток окружена толстой (20 – 80 нм) клеточной стенкой, состоящей из пептидогликана муреина, тейхоевых кислот и полисахаридов; у грамотрицательных – тонким (2 – 3 нм) слоем пептидогликана, покрытым наружной плазматической мембраной (некоторые метанообразующие бактерии и крайние галофилы – Halobacterium и Halococcus – не имеют пептидогликанов в составе стенки). Если обработать клетку лизоцимом или пенициллином, клеточная стенка разрушается. Грамположительная клетка превращается в протопласт, который весьма подвержен осмотическому шоку; грамотрицательная – в сферопласт, покрытый двумя мембранами и вследствие этого менее чувствительный к осмотическому шоку.

Пептидогликан муреин представляет собой гетерополимер, состоящий из цепей, образованных моносахаридами N-ацетилглюкозамином (NAG) и N-ацетилмурамовой кислотой (NAM), чередующихся между собой по типу β (1 → 4). Цепи соединены между собой пептидными поперечными сшивками, состоящими из тетрапептидных элементов и пептидных мостиков. Мостик представляет собой пентапептид, чаще всего это пентаглицин, хотя может быть и L-аланин$_4$–L-треонин или L-глицин$_3$–L-серин$_3$. Благодаря мостикам у грамположительных клеток цепи связаны между собой в единый многослойный (до 40 слоев) муреиновый мешок. У грамположительных организмов в составе клеточной стенки присутствуют тейхоевые и липотейхоевые кислоты, связанные с муреином. Тейхоевые кислоты представляют собой цепи, состоящие из молекул глицерола или рибитола (до 30), связанных между собой фосфодиэфирными связями (рис. 75).

У грамотрицательных бактерий муреин образует один сетчатый слой, он лишен лизина, тейхоевых кислот и содержит лишь мезодиаминопимелиновую кислоту, в нем нет пептидных мостиков, однако между муреином и наружной мембраной расположено большое

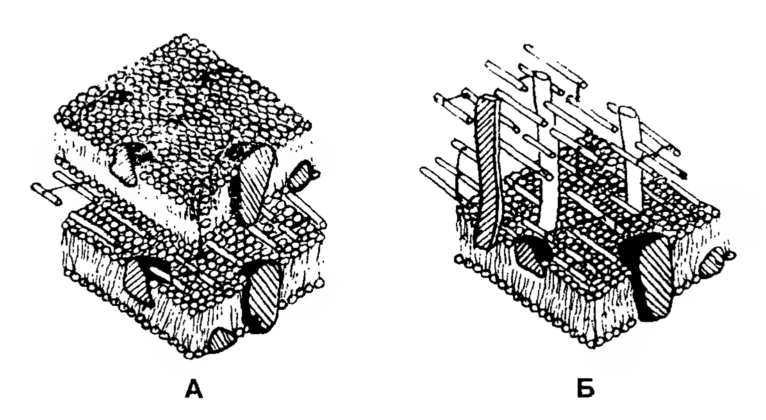


Рис. 75. *Клеточная стенка бактерии:*
А – грамотрицательная, Б – грамположительная
(по Э. Рису и М. Стернбергу, с изменениями)

количество липидов (липополисахариды, липопротеиды и др.). Пептидогликан связан через диаминопимелиновую кислоту с молекулами липопротеидов, которые, в свою очередь, соединены с наружной мембраной. Липофильные концы липопротеидов внедряются во внутренний слой наружной мембраны. В некоторых участках обе мембраны соединяются, образуя зоны слипания. Аналогичные зоны имеются в органеллах эукариот с двойными мембранами (рис. 76). Белки внутренней и наружной мембран различны в структурном и функциональном отношении. Фосфолипиды обеих мембран аналогичны. Липополисахариды расположены в наружном слое внешней мембраны. Они тщательно изучены у сальмонелл. Каждый липополисахарид состоит из О-специфической боковой цепи, направленной наружу, за которой следуют сердцевинная зона и липид А. О-специфическая боковая цепь длиной до 30 нм, состоящая из олигосахаридов, содержащих различные сахара (галактозу, маннозу, фруктозу и др.), обладает высокой специфичностью и представляет собой О-антигены, а также является рецептором для некоторых бактериофагов. Строение и химический состав поверхностных структур грамотрицательных бактерий представлены на рис. 77. Интегральные белки внешней мембраны являются поринами, через которые могут проникать гидрофильные молекулы величиной до 6000 Да.

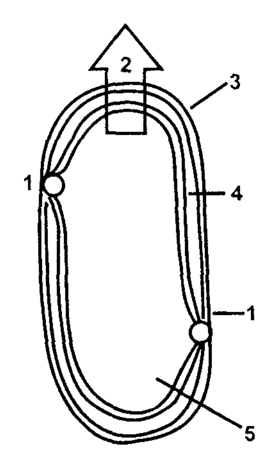


Рис. 76. *Зоны слипания у кишечной палочки:*
1 – зоны слипания; 2 – внеклеточный транспорт новосинтезированных белков; 3 – наружная мембрана; 4 – внутренняя мембрана; 5 – цитоплазма (по Б. Албертсу и соавт., с изменениями)

В периплазматическом пространстве, расположенном между внутренней мембраной и муреиновым слоем, находятся многочисленные белки: связующие,

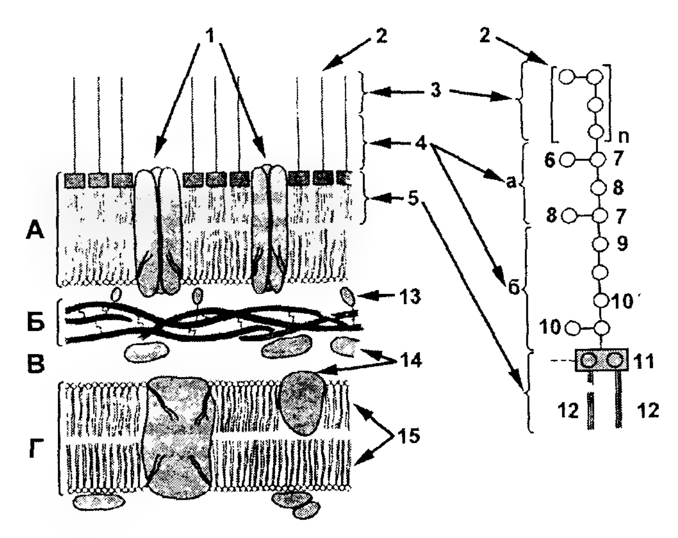


Рис. 77. *Схема строения клеточной стенки грамотрицательных бактерий:*
А. Наружная мембрана (8 нм): 1 – порины, 2 – липополисахарид, 3 – О-боковые специфические цепи, 4 – сердцевинная зона (а – наружная, б – R), 5 – липид А, 6 – N-ацетилглюкозамин, 7 – глюкоза, 8 – галактоза, 9 – гептоза, 10 – 2-кето – 3-дезоксиоктоновая кислота, 11 – глюкозамины, 12 – жирные кислоты; Б. Муреин (2 – 3 нм): 13 – липопротеид, 14 - белки; В. Периплазматическое пространство; Г. Внутренняя мембрана (8 нм): 15 – фосфолипиды (по Г. Шлегелю, с изменениями)

являющиеся рецепторами хемотаксиса и осуществляющие транспорт ряда веществ в цитоплазму; деполимеразы и гидрофильные участки интегральных и периферических мембранных белков. Внешняя мембрана защищает грамотрицательную клетку от проникновения в нее ряда веществ, и, в первую очередь, пенициллинов. Образование клеточной стенки происходит в три этапа. В цитоплазме синтезируется пентапептид мурамовой кислоты. На плазматической мембране он связывается с N-ацетил-глюкозамином и присоединяет пять остатков глицина. В результате сложных преобразований (замена уридин-дифосфата на ундекапренилфосфат) молекула становится липофильной и переносится через мембрану. На внешней стороне происходит образование связей между пептидными мостикам и тетрапептидами,

в результате чего молекула превращается в муреин. Пенициллин препятствует образованию указанных связей.

Капсулы, слизь, влагалища. Многие бактерии (например, пневмококки, клебсиеллы, некоторые клостридии и др.), а также некоторые сине-зеленые водоросли снаружи от клеточной стенки имеют более или менее толстый слой сильно оводненного материала, образующего капсулу. Капсулы сохраняют связь с клеточной стенкой, имеют толщину до 10 мкм, компоненты их (глюкоза, аминосахара, рамноза; 2-кето – 3-дезоксигалактоновая кислота, урановые, пировиноградная и уксусная кислоты) синтезируются клеткой.

Для бактериальной клетки наличие капсулы не имеет жизненно важного значения. Капсулы обеспечивают резистентность некоторых бактерий к ряду воздействий, например к фагоцитозу (тем самым капсула повышает вирулентность бактерий). Капсула может придавать бактериям специфичность, так как в ней могут находиться антигены.

Способность к капсулообразованию не является видовым признаком бактерий – встречаются и капсульные и бескапсульные штаммы одного и того же вида бактерий. Капсульные штаммы способны переходить в бескапсульные, при этом могут меняться некоторые их биологические свойства.

В зависимости от толщины и консистенции капсулы различают макрокапсулы, микрокапсулы, слизистые слои и растворимую слизь.

Макрокапсулы выявляются очень легко при окраске препаратов по методу Бурри-Гинса тушью, а также нигрозином, конго красным по принципу негативного контрастирования, так как эти красители не окрашивают капсулу, и на темном фоне видны окруженные светлыми ободками клетки. При окраске кристаллическим фиолетовым по Тайлеру капсулы выглядят в виде сине-фиолетовых ободков, окружающих синие клетки. Дипло- и стрептобактерии и кокки окружены обычно общей капсулой.

Микрокапсулы имеют толщину менее 0,2 мкм и могут рассматриваться как часть клеточной стенки. Они образуют как бы футляр, влагалище вокруг клетки.

Некоторые бактерии выделяют компоненты капсулы в среду в виде слизи, которую можно отделить от клетки простым встряхиванием культуры. Примером может служить представитель молочнокислых бактерий Leuconostoc mesenteroides, который при росте на среде с тростниковым сахаром образует декстрановый студень.

Имеются бактерии, которые выделяют слизь в среду целенаправленно, в результате чего образуется стебелек, связывающий клетки между собой (например, у Gallionella ferruginea).

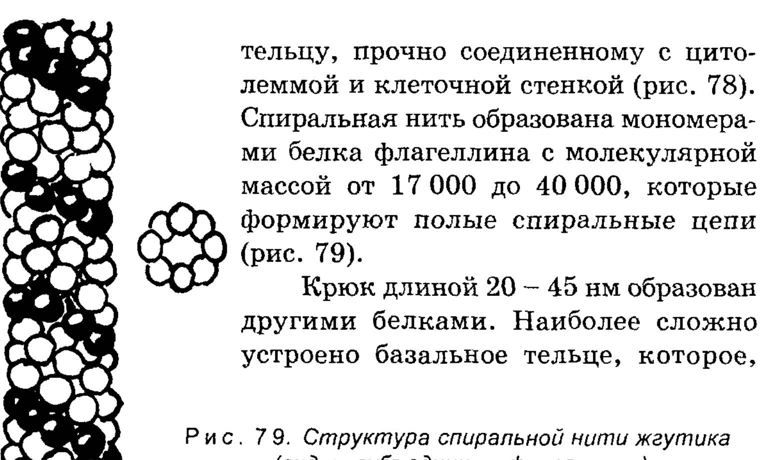
Помимо защиты от фагоцитоза, капсулы предохраняют клетку от высыхания, механических повреждений, от действия вирусов. Капсулы могут служить источником запасных питательных веществ, а также осуществлять связь между клетками и способствовать прикреплению к каким-либо поверхностям.

Подвижность прокариот. Как и эукариоты, прокариоты обладают аппаратом движения – жгутиками, длина которых колеблется от 3 до 15 мкм, а толщина – от 10 до 20 нм. Жгутики выявляются окраской по методу Леффлера или Лейфсона. Расположение жгутиков может быть *монополярным, биполярным* и *перитрихиальным*. По количеству жгутиков различают *монотрихи* (одна нить) и *политрихи* (пучок нитей).

Благодаря особому строению базального тельца жгутики вращаются со скоростью 3000 оборотов в минуту, а клетка вращается в противоположном направлении. Скорость движения прокариот очень велика – от 1,6 до 12 мм/мин. Жгутиковые микроорганизмы легко передвигаются в жидкости и способны двигаться по плотной поверхности.

Структура жгутика сложна, она совершенно отлична от строения ресничек и жгутиков эукариот. Каждый жгутик у прокариот состоит из длинной нити, которая посредством изогнутого крюка крепится к базальному

Рис. 78. *Схема вращения жгутика:*
А. Кишечная палочка: 1 – жгутик, 2 – направление вращения жгутика;
Б. Схема «мотора», вращающего жгутик: 1 – крючок, 2 – волокно жгутика, 3 – кольцо L, 4 – наружная мембрана, 5 – кольцо Р, 6 – пептидогликановый слой, 7 – цитоплазматическая мембрана, 8 – кольцо S («статор»), 9 – кольцо М («ротор»), 10 – стержень. Размеры даны в нм
(по Б. Албертсу и соавт., с изменениями)



тельцу, прочно соединенному с цитолеммой и клеточной стенкой (рис. 78). Спиральная нить образована мономерами белка флагеллина с молекулярной массой от 17 000 до 40 000, которые формируют полые спиральные цепи (рис. 79).

Крюк длиной 20 – 45 нм образован другими белками. Наиболее сложно устроено базальное тельце, которое,

Рис. 79. *Структура спиральной нити жгутика (видны субъединицы флагеллина)*
(по Р. Стейниеру и соавт., с изменениями)

несмотря на название, не имеет ничего общего с базальным тельцем эукариотической клетки. Эта структура образована 11 различными белками и состоит у грамотрицательных микроорганизмов из двух пар, а у грамположительных из одной пары колец, одетых на стержень жгутика. Внешние кольца L и P имеются лишь у грамотрицательных клеток. Кольцо L расположено на уровне наружной мембраны, кольцо P – на уровне пептидогликанового слоя. Эти кольца служат для прикрепления стержня. Движения осуществляют внутренние кольца S и M, которые имеются у всех жгутиковых организмов. Кольцо M расположено в цитолемме, кольцо S лежит над ним непосредственно в пептидогликановом слое у грамположительных бактерий и в периплазматическом пространстве у грамотрицательных. Кольцо M вращается со скоростью около 100 об/сек по отношению к кольцу S, обусловливая этим вращение крюка и стержня (нити) жгутика (см. рис. 78). При вращении жгутиков перитрихов против часовой стрелки они образуют один пучок, благодаря чему клетка движется прямо, при вращении по часовой стрелке жгутики занимают нормальное положение и клетка «кувыркается». Движения совершаются за счет энергии трансмембранного электрохимического протонного потенциала.

Рост жгутика после потери его части происходит путем полимеризации мономеров флагеллина. In vitro при наличии фрагментов жгутика к нему путем полимеризации присоединяются мономеры флагеллина, причем рост происходит только со стороны вогнутого конца фрагмента. Ряд прокариот (цианобактерии, нитчатые серобактерии, некоторые микоплазмы, миксобактерии и другие нитчатые формы) совершают скользящие движения со скоростью 2 – 10 мкм/сек.

Очень интересно построены органы движения у спирохет – осевые фибриллы (рис. 80), формирующие аксостиль, который спирально обвит вокруг протоплазматического цилиндра (слой пептидогликана, цитолемма

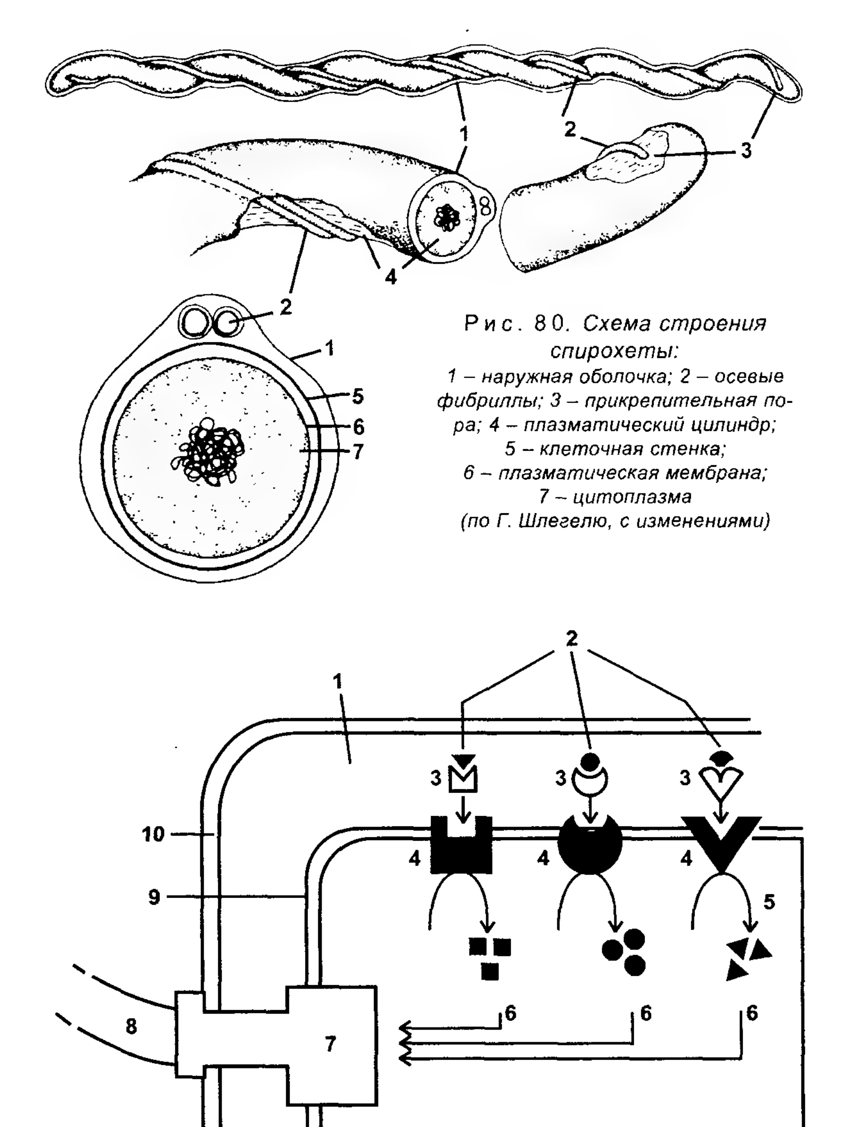


Рис. 80. *Схема строения спирохеты:*
1 – наружная оболочка; 2 – осевые фибриллы; 3 – прикрепительная пора; 4 – плазматический цилиндр; 5 – клеточная стенка; 6 – плазматическая мембрана; 7 – цитоплазма (по Г. Шлегелю, с изменениями)

Рис. 81. *Механизм хемотаксиса:*
1 – периплазматическое пространство; 2 – аттрактанты; 3 – периплазматические рецепторные белки; 4 – метилакцептирующие белки; 5 – цитозоль; 6 – внутриклеточные медиаторы; 7 – «мотор» жгутика; 8 – стержень жгутика; 9 – внутренняя мембрана; 10 – наружная мембрана (по Б. Албертсу и соавт., с изменениями)

и содержимое клетки). Снаружи протоплазматический цилиндр покрыт наружной мембраной. Количество осевых фибрилл зависит от вида спирохеты и может достигать ста и более. Каждая фибрилла имеет два конца: свободный и прикрепленный к прикрепительной поре. Фибриллы объединяются в две группы, каждая из которых прикрепляется у одного конца клетки. Осевые фибриллы, подобно жгутикам, образованы белком флагеллином. Фибриллы вращаются в пространстве между наружной мембраной и слоем пептидогликана. Спирохеты могут изгибаться, вращаться вокруг своей продольной оси и двигаться волнообразно. Движения также осуществляются за счет трансмембранного протонного электрохимического потенциала.

Подвижные прокариоты совершают направленные движения по градиенту концентрации некоторых веществ – аттрактантов (*лат.* attraho – притягиваю к себе) или против градиента концентрации других веществ – репеллентов (*лат.* repellentis – отталкивающий). Такое поведение называется хемотаксисом. Хемотаксис лучше всего изучен у E. coli и S. typhimurium.

Б. Албертс и соавторы (1986) называют хемотаксис «примитивной разновидностью разумного поведения». Напомним, что при движении жгутиков против часовой стрелки клетка движется в одном направлении, при движении жгутиков по часовой стрелке клетка кувыркается. Под влиянием аттрактантов клетка бóльшую часть пути проделывает прямолинейно, под влиянием репеллентов клетка чаще кувыркается и удаляется. Такое поведение имеет сложный механизм (рис. 81). В периплазматическом пространстве имеются специфические рецепторные белки, которые взаимодействуют с аттрактантами. Комплекс аттрактант – рецептор, в свою очередь, взаимодействует с одним из трех типов метилакцептирующих белков хемотаксиса (МБХ), которые расположены в цитолемме и являются ферментами. В результате этого взаимодействия МБХ активируется, метилируется, что и катализирует синтез

нового медиатора X, который воздействует на роторное устройство базального тельца, вызывая вращение жгутика против часовой стрелки, а следовательно, прямое движение клетки. При разрушении комплекса аттрактант – рецептор и удалении аттрактанта рецептор отделяется от МБХ, фермент деметилируется, концентрация X белка снижается, жгутик вращается по часовой стрелке и клетка начинает кувыркаться. Мы привели лишь принципиальную модель хемотаксиса, предложенную M. Springer и соавторами (1979). На самом деле она значительно более сложна, ибо каждая молекула МБХ может присоединять до 4 метильных групп.

Механизм отрицательного хемотаксиса принципиально аналогичен, но события происходят в противоположном направлении, т. е. комплекс рецептор – репеллент, взаимодействуя с МБХ, приводит к его инактивации и снижению концентрации белка X, что, в свою очередь, вызывает движение жгутиков по часовой стрелке и, следовательно, кувыркание клетки, а значит, ее удаление от репеллента. В настоящее время изучено и идентифицировано более 10 хеморецепторов E. coli на сахара и аминокислоты: аспартатный, сериновый, глюкозный, галактозный, фруктозный, мальтозный и др. При этом один рецептор может «узнавать» несколько веществ. Так, например, сериновый хеморецептор взаимодействует с L-серином, глицином и L-аланином. А некоторые вещества могут реагировать с разными рецепторами. Например, аспарагин и цистин «узнаются» аспартатным и сериновым рецепторами; глюкозамин – глюкозным и галактозным рецепторами и т. д.

Помимо хемотаксиса, существуют и другие виды таксиса. Аэротаксис – аэробные бактерии устремляются к воздушной среде, а анаэробные, наоборот, скапливаются в центре культуры. Фототаксис – пурпурные бактерии перемещаются в зоны с наибольшей освещенностью, что связано с потребностью фототрофных бактерий в квантах света для получения энергии. Магнитотаксис – железосодержащие бактерии движутся в магнитном поле в направлении линий.

Рис. 82. *Структура фимбрии (пили) (видны субъединицы белка пилина) (по Р. Стейниеру и соавт., с изменениями)*

Фимбрии. Помимо жгутиков, прокариоты обладают фимбриями, или пилями, представляющими собой полые нити диаметром до 0,0015 мкм и длиной от 0,3 до 4 – 5 мкм, образованные белком *пилином* с молекулярной массой 17000 (рис. 82). Они располагаются по периферии клетки в количестве 100 – 250. Наличие пилей не связано с наличием или отсутствием жгутиков.

Фимбрии обладают способностью вызывать агглютинацию эритроцитов барана или морской свинки, которая может тормозиться маннозой. Полагают, что фимбрии принимают участие в процессах прикрепления бактерий к клеткам млекопитающих (например, к слизистой оболочке кишечника). У некоторых бактерий выделяются специализированные фимбрии, в частности F-фимбрии у E. coli, участвующие в процессе конъюгации и могущие служить органом прикрепления некоторых бактериофагов.

У некоторых грамотрицательных бактерий отмечены выросты – *простеки.*

Цитоплазма представляет собой сложную коллоидную систему. При длительном центрифугировании цитоплазму бактерий удается разделить на две фракции: растворимую, которая содержит преимущественно ферменты и т-РНК, и фракцию частиц, в которой главным образом сосредоточены рибосомы, являющиеся местом синтеза белка. Они представляют собой частицы размерами 160 × 180 Å и состоят на 60% из РНК и на 40% из белка. В бактериальных клетках содержится от 5000 до 50 000 рибосом. Рибосомы состоят из двух субъединиц – крупной и мелкой; при концентрации ионов магния менее 10^{-3} M происходит диссоциация

рибосом на субъединицы; при концентрации ионов магния выше 10^{-3} М наступает реассоциация рибосом. Целые рибосомы прокариот осаждаются со скоростью 70 S, субъединицы – 50 S и 30 S (рибосомы эукариот имеют константу скорости седиментации 80 S). В то же время рибосомы, содержащиеся в митохондриях и хлоропластах эукариот, имеют такие же величины, как рибосомы прокариот, – 70 S, что дает основание сторонникам теории эндосимбиоза считать эти полуавтономные органоиды бывшими прокариотами.

Другие органеллы прокариот. Одной из важных отличительных особенностей прокариот является малое количество органелл. Кроме описанных выше тилакоидов, прокариоты обладают газовыми вакуолями, карбоксисомами и хлоробиум-везикулами.

Газовые вакуоли (аэросомы) имеются у водных прокариот (пурпурные серные, зеленые, некоторые цианобактерии, некоторые клостридии). Среди них встречаются как фототрофы, так и хемотрофы. Газовые вакуоли состоят из множества веретенообразных пузырьков длиной от 200 до 1000 нм и диаметром около 75 нм. Каждая аэросома окружена складчатой белковой оболочкой толщиной около 2 нм, сформированной белковыми мономерами (молекулярная масса 14×10^3). Наружная (цитоплазматическая) поверхность оболочки гидрофильная, внутренняя – гидрофобная. Оболочка достаточно прочная, так как она предохраняет аэросому от атмосферного, тургорного, гидростатического давления, а также от давления поверхностного натяжения клеточной стенки и стенки самой газовой вакуоли и давления газа в вакуоли.

Газовые вакуоли являются светопреломляющими структурами. Оболочка аэросом свободно проницаема для газов, количество которых пропорционально их количеству в клетке и окружающей среде, но непроницаема для воды. Газовые вакуоли обеспечивают способность клеток плавать и их расположение в определенном слое экологической ниши с оптимальными для данных организмов содержанием кислорода, температурой,

плотностью и т. д. Чем больше аэросом, тем меньше плотность клетки, которая переходит в менее плотные слои, т. е. поднимается вверх. Если поместить клетку, имеющую аэросомы, в среду с более высоким атмосферным давлением, газовые вакуоли исчезают и не восстанавливаются. Аэросомы образуются de novo.

Карбоксисомы имеются у некоторых фототрофов и хемоли-тотрофов. Они представляют собой структуры полиэдрической формы диаметром от 50 до 500 нм, окаймленные однослойной белковой мембраной толщиной 2,5 – 3,5 нм. В составе карбоксисом находится фермент рибулозодифосфаткарбоксилаза, катализирующий фиксацию CO_2 в цикле Кальвина-Бенсона.

Хлоробиум-везикулы представляют собой расположенные под цитолеммой у зеленых бактерий удлиненные пузырьки длиной 100 – 150 нм и шириной 40 – 50 нм, окруженные белковой однослойной мембраной толщиной 3 – 5 нм. Эти пузырьки содержат некоторые пигменты, участвующие в процессах фотосинтеза, в то время как основная часть фотосинтезирующей системы расположена в цитолемме.

Внутриклеточные запасные вещества. В прокариотических клетках в условиях ограничения и ингибирования роста могут откладываться различные запасные вещества. Это полисахариды, липиды, полифосфаты. Как правило, каждый вид прокариот накапливает один тип запасных веществ. Так, большинство цианобактерий, энтеробактерий, дрожжей и других грибов, бацилл накапливают гликоген в виде сферических L-гранул диаметром от 20 до 100 нм. Многие виды Neisseria и Acetobacter pasteurianum содержат зерна крахмалоподобного вещества. При окраске раствором Люголя крахмал окрашивается в синий, а гликоген – в красно-коричневый цвет.

Некоторые энтеробактерии, псевдомонады, азотобактеры, спириллы, бациллы (кроме накапливающих гликоген) запасают поли-β-оксимасляную кислоту, которая, подобно гликогену, служит источником энергии и углерода. Поли-β-оксимасляная кислота откладывается

в виде светопреломляющих гранул размерами от 100 до 1000 нм, покрытых однослойной тонкой белковой оболочкой (2 – 3 нм толщиной), окрашивающихся в черный цвет суданом черным, подобно липидам. Следует подчеркнуть, что это вещество запасается только у прокариот. В то же время пурпурные и цианобактерии могут откладывать оба вещества.

Дрожжи и другие грибы откладывают большое количество нейтральных жиров. Микобактерии запасают воска. Многие бактерии и сине-зеленые водоросли имеют полифосфаты, образующие гранулы волютина размерами до 500 нм, являющиеся источником фосфора. Гранулы волютина окрашиваются метахроматически метиленовым синим (методы Нейссера или Леффлера) – в темно-синий цвет, толуидиновым синим – в красный цвет. Эти гранулы накапливаются при голодании клеток, особенно при недостатке сульфата.

У многих цианобактерий образуются полиморфные цианофициновые гранулы размером до 500 нм, содержащие полипептид с молекулярной массой от 25×10^3 до 100×10^3 Да, состоящий из равных количеств аргинина и аспарагиновой кислоты. Данные гранулы являются источником азота. У пурпурных серобактерий и нитчатых нефотосинтезирующих прокариот накапливаются светопреломляющие гранулы серы диаметром от 100 до 800 нм, окруженные тонкой (2 – 3 нм) однослойной белковой оболочкой. Гранулы серы служат источником энергии и донором электронов.

Покоящиеся формы. При неблагоприятных условиях внешней среды многие прокариоты образуют покоящиеся формы, способные сохранять жизнеспособность в течение длительного времени. К таким формам относятся эндо- и экзоспоры, цисты, бактероиды, гетероцисты и др. (рис. 83).

Эндоспоры образуют около 15 родов прокариот: Bacillus, Clostridium, Desulfotomaculum, Sporosarcina и др., а также некоторые актиномицеты, отличающиеся разнообразием форм, типов питания и отношением к кислороду.

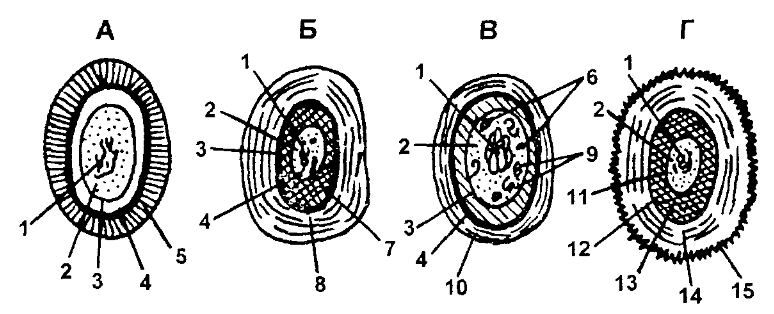


Рис. 83. *Покоящиеся формы прокариот:*
А. Миксоспоры миксобактерий; Б. Цисты азотобактера; В. Акинеты цианобактерий; Г. Эндоспоры; 1 – нуклеоид; 2 – цитоплазма; 3 – ЦПМ; 4 – клеточная стенка; 5 – капсулы; 6 – гранулы запасных веществ; 7 – внутренние покровы (интина); 8 – внешние покровы (экзина); 9 – тилакоиды; 10 – чехол; 11 – внутренняя мембрана споры; 12 – наружная мембрана споры; 13 – кортекс; 14 – покровы споры, состоящие из нескольких слоев; 15 – экзоспориум (по Дуде, Пронину, с изменениями)

Эндоспоры – это округлые или овальные термостабильные, сильно преломляющие свет структуры. Споры не окрашиваются обычными красителями, в том числе при окраске по Граму. Окраска по методу Ожешки основана на размягчении оболочки споры, после чего она становится доступной для окраски по Цилю-Нильсену. Споры выглядят как синие или красные кольца. При неблагоприятных условиях клетка образует эндоспоры внутри материнской клетки – спорангия, при этом в каждой материнской клетке образуется одна спора. У большинства клеток спорообразование продолжается в течение 5 – 13 часов. При спорообразовании запасные питательные вещества клетки расходуются. В начале спорообразования резко уменьшается содержание глюкозы и поли-β-оксимасляной кислоты в клетке и синтезируется дипиколиновая кислота, которая отсутствует в вегетативной клетке, и накапливаются ионы Ca^{2+}, а также Mg^{2+}, Mn^{2+}, K^{+}.

Спорообразование начинается с инвагинации цитолеммы, которая быстро углубляется, что приводит к разделению клетки на две неравные половины: меньшую – будущую спору, содержащую часть генетического материала клетки, и большую. Затем отделенная часть окружается со всех сторон цитолеммой материнской клетки,

что приводит к тому, что будущая спора покрыта двумя мембранами и превращается в проспору с двумя плазматическими мембранами, между которыми синтезируется кора (кортекс), состоящая из пептидогликана, а за счет материнской клетки формируются полипептидная наружная оболочка и экзоспорий. Таким образом, спора покрыта системой оболочек, которые составляют более половины объема споры. Материнская клетка разрушается, и спора освобождается.

Процесс спорообразования и строение зрелой споры представлены на рис. 84. При спорообразовании резко возрастает светопреломление, терморезистентность, содержание Ca^{2+} и дипиколиновой кислоты. Все показатели достигают максимума в зрелой споре, которая весьма устойчива к различным неблагоприятным условиям среды, включая высокую температуру, радиацию, ультрафиолетовые лучи, химические агенты. Споры могут сохраняться в течение очень длительного времени (возможно, до 1000 лет) при нормальных условиях. Однако при температуре 100°С 90% эндоспор бактерий гибнет через 11 минут; 99% спор актиномицетов погибает при температуре 75°С через 70 минут, а при высушивании они сохраняются до 15 лет.

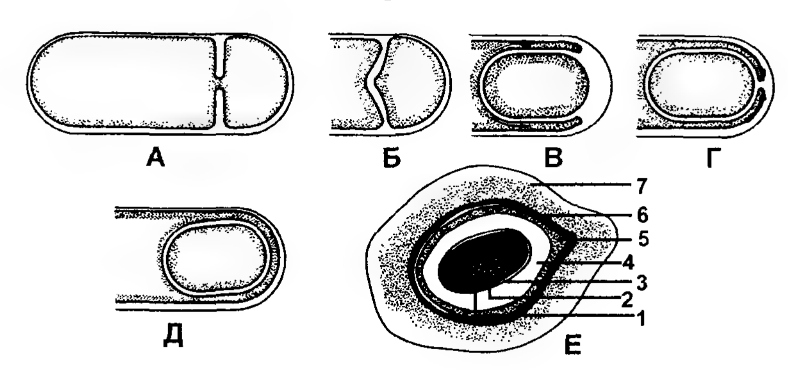


Рис. 84. *Процесс спорообразования (А–Д) и строение зрелой споры (Е):*
А, Б – процесс отделения протопласта споры; В, Г, Д – образование предспоры; Е – зрелая спора: 1 – цитоплазма, 2 – плазматическая мембрана, 3 – клеточная стенка зародыша, 4 – кора споры, 5 – внутренняя оболочка споры, 6 – наружная оболочка споры, 7 – экзоспориум (по Г. Шлегелю)

При изменении условий внешней среды спора прорастает. Прорастание споры протекает в три этапа: *активация, инициация* и *собственно прорастание*. Активация спор происходит в результате их прогревания. Глюкоза и другие углеводы, многие аминокислоты, в первую очередь L-аланин, и ионы инициируют прорастание спор, которое начинается с гидратации споры, активации ферментных систем и дыхания, удаления дипиколиновой кислоты и Ca^{2+}. Из споры вырастает ростовая трубка, которая разрывает оболочку. При прорастании спора теряет свою термостабильность и устойчивость к другим факторам, становится доступной красителям, ее светопреломление снижается. В табл. 11 приводится сравнительная характеристика зрелых и прорастающих спор.

Экзоспоры образуют многие актиномицеты, некоторые виды Methylosinus, Rhodomicrobium. Это происходит путем почкования исходной вегетативной клетки.

Таблица 11

Сравнительная характеристика процессов при спорообразовании и прорастании спор

Спора	Активация споры с прорастанием в вегетативные формы
Репрессия генома	Дерепрессия генома
Образование дипиколиновой кислоты	Удаление дипиколиновой кислоты
Увеличение содержания Ca^{2+}	Удаление Ca^{2+}
Метаболизм почти отсутствует	Мобилизация метаболизма
Наличие кортекса	Разрушение кортекса
Малое количество свободной воды в цитоплазме	Увеличение содержания воды в цитоплазме
Высокий показатель светопреломления	Уменьшение показателя светопреломления
Высокая устойчивость к химическим веществам, различным видам излучения	Высокая чувствительность к химическим веществам, излучениям
Термостабильность	Термолабильность
Длительная жизнеспособность (сотни лет)	Короткая жизнеспособность

Так, например, гифы актиномицетов делятся перегородками (септами) на ряд структур, каждая из которых превращается в спору, стенка споры отличается значительной толщиной. Подобно эндоспорам, экзоспоры весьма устойчивы к неблагоприятным воздействиям факторов внешней среды.

У миксобактерий, скользящих бактерий, Azotobacter, Bdellovibrio, спирохет, риккетсий образуются *цисты,* которые представляют собой округлые структуры, обладающие устойчивостью к различным неблагоприятным условиям среды, кроме высокой температуры. При этом, в отличие от спорообразования, вся клетка превращается в цисту (см. рис. 83, Б). При образовании цист Azotobacter теряет жгутики, в цитоплазме увеличивается содержание поли-β-оксимасляной кислоты, циста покрыта системой внешних (экзин) и внутренних (интин) оболочек. Цисты гибнут через 15 минут при температуре 60° С, однако полностью сохраняют жизнеспособность в течение 10 – 12 суток при высушивании.

Покоящиеся формы – *миксоспоры* – являются одной из стадий жизненного цикла миксобактерий (см. рис. 83, А). После интенсивного деления миксобактерии агрегируют в плодовые тела (клетки, окруженные слизью), внутри которых клетки превращаются в миксоспоры, покрытые капсулой, обладающие устойчивостью ко многим неблагоприятным условиям внешней среды. 90% миксоспор гибнет через 20 минут при температуре 50° С, лишь половина их выдерживает высушивание в течение 6 суток.

Нитчатые цианобактерии образуют цепочки – трихомы, в составе которых возникают покоящиеся формы – акинеты, гетероцисты. Пигментированные продолговатые или округлые крупные *акинеты* покрыты толстой оболочкой, богатой липидами и полисахаридами (см. рис. 83, В). Они неустойчивы к высокой температуре, 95% их гибнет через 10 минут при температуре 40°С, однако длительно (до двух лет) сохраняют жизнеспособность при высушивании.

В отличие от спор, в акинетах сохраняется метаболизм, а интенсивность дыхания даже большая, чем у вегетативных клеток. Акинеты богаты запасными веществами (гликоген, полифосфаты, цианофицин) и карбоксисомами.

Другие цианобактерии образуют *гетероцисты*, представляющие собой светопреломляющие структуры, покрытые толстой оболочкой, состоящей из полисахаридов и весьма устойчивой к действию лизоцима. Гетероцисты богаты гранулами цианофицина. Они способны фиксировать азот в аэробных условиях. Гетероцисты и акинеты сохраняют связь с другими клетками трихомы с помощью плазмодесмосом (учитывая, что данный способ межклеточных соединений относится к прокариотам, обладающим клетками значительно меньших размеров, нежели эукариоты, данный контакт еще называется микроплазмодесмами) (рис. 85).

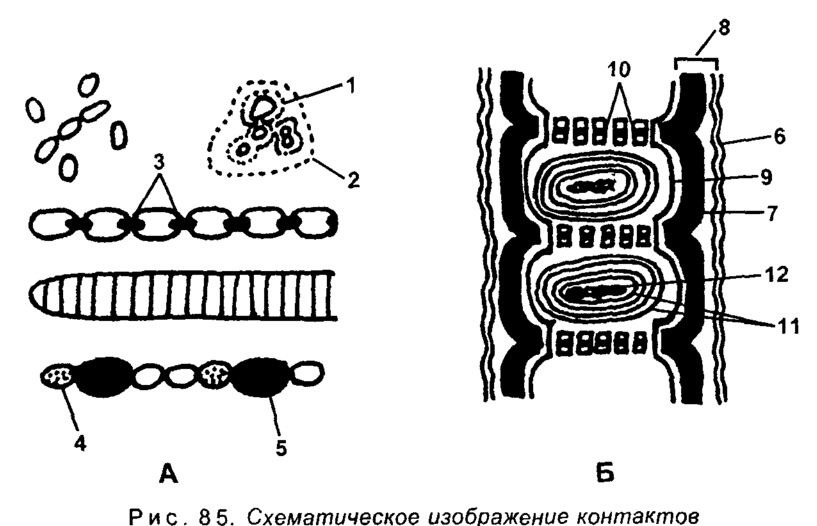


Рис. 85. *Схематическое изображение контактов у разных представителей цианобактерий (А) и микроплазмодесм у нитчатых форм (Б):*
1 – чехол, окружающий каждую клетку; 2 – сохранившийся чехол материнской клетки; 3 – полярные газовые вакуоли; 4 – гетероциста; 5 – акинета; 6 – наружная мембрана; 7 – пептидогликановый слой; 8 – клеточная стенка; 9 – ЦПМ; 10 – микроплазмодесмы; 11 – тилакоиды; 12 – нуклеоид (по М. В. Гусеву и Л. А. Минеевой, с изменениями)

У представителей рода Rhizobium встречаются особые разновидности покоящихся форм – *бактероиды.* Они образуются в клубеньках бобовых растений и имеют вид крупных клеток (в 10 – 40 раз крупнее обычных) неправильной формы, нередко разветвленных. Ткань растения, заполненная бактериями, содержит леггемоглобин – пигмент, близкий к гемоглобину. Способность фиксировать азот присуща клубенькам, содержащим леггемоглобин.

Генетический аппарат прокариот. Как уже указывалось, одним из отличий прокариот является отсутствие у них оформленного ядра, выявляемого при световой микроскопии. Для решения проблемы ядра бактерий пришлось прибегнуть к более сложным методам исследования – цитохимическим, электронномикроскопическим, радиоавтографическим. Цитохимическое исследование бактериальных клеток с окраской по способу Фельгена, выявляющему свободные альдегидные группы, которые входят в состав ДНК, показало наличие у бактерий положительно реагирующих на реактив Фельгена участков, располагающихся компактно в разных местах клетки. Эти участки получили разные названия: нуклеоиды, хроматиновые тельца, ядерная вакуоль, генофор, бактериальное ядро, ядерный эквивалент. Наиболее широко употребляется термин «нуклеоид». При электронной микроскопии ультратонких срезов клеток нуклеоиды выглядят менее плотными по сравнению с цитоплазмой, причем ядерная мембрана не выявляется. Отсутствие последней и является причиной того, что ядро бактерий не обнаруживается микроскопически, так как не ограничено от цитоплазмы.

Нуклеоид имеет значительные колебания в своих размерах и форме, что связано с процессом деления клетки. При облучении слабыми дозами ультрафиолетового или рентгеновского излучения нуклеоид быстро увеличивается в размерах и заполняет практически всю клетку.

В состав нуклеоида входит вся ДНК бактериальной клетки. Это было показано с помощью радиоавтографии. Кэйрнс выращивал клетки E. coli на среде

с H^3-тимидином, после чего подвергал их лизису лизоцимом или лаурилсульфатом. Радиоавтографы показали, что вся радиоактивность была сосредоточена в ДНК. Оказалось, что вся бактериальная ДНК образует единую нить длиной около 1 мм, замкнутую в кольцо. Эта нить состоит из одной молекулы ДНК с молекулярной массой порядка 10^9 дальтон. В генетическом отношении она представляет собой бактериальную хромосому, которая состоит из расположенных в линейном порядке генов. Каждый ген может занимать определенное место на хромосоме – локус. Взаимное расположение генов на хромосоме составляет генетическую карту бактерии.

Величина генома у бактерий составляет от $0,8 \times 10^6$ до 8×10^6 пар нуклеотидов. В то же время у эукариот величина генома значительно больше. Так, у Neurospora геном состоит из 19×10^6, у Aspergillus – 40×10^6, у человека – $2,9 \times 10^9$ пар нуклеотидов.

Число нуклеоидов у бактерий колеблется в зависимости от стадии развития клетки. В стадии покоя бактерии обычно содержат один нуклеоид, при делении их число возрастает. Например, у E. coli может быть 2 – 4 нуклеоида, у Azotobacter – 20 – 25, у Desulfovibrio – 10 – 15.

Помимо хромосомы, у бактерий имеются нехромосомные элементы – плазмиды. Они представляют собой суперспирализованные молекулы двухнитчатой ДНК, ковалентно замкнутые в кольцевую структуру (рис. 86). Вследствие этого плазмиды устойчивы к действию нуклеаз. Встречаются также линейные молекулы плазмид.

Плазмиды характеризуются различной величиной – их молекулярная масса составляет от 1,5 до 200 МДа, т. е. они могут содержать до 600 тыс. пар нуклеотидов. Если мелкие плазмиды несут информацию о структуре 1 – 2 белков, то крупные плазмиды – о 200 белках.

Бактериальные клетки могут содержать несколько плазмид. Плазмиды способны реплицироваться автономно, независимо от хромосомы. Так как они не содержат

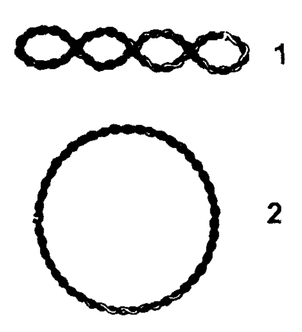


Рис. 86. *Конформация плазмидной ДНК:*
1 – ковалентно замкнутая молекула; 2 – открытая кольцевая молекула; 3 – линейная молекула

все необходимые для репликации гены, то в репликации плазмид принимают участие некоторые ферменты клетки. В зависимости от характера репликации плазмиды могут быть со строгим и с ослабленным контролем репликации. В первом случае репликация плазмид происходит синхронно с репликацией хромосомы, в клетке можно обнаружить 1 – 3 копии таких плазмид. К плазмидам с ослабленным контролем репликации относятся мелкие плазмиды. В бактериальной клетке может насчитываться до 40 – 50 копий таких плазмид (отсюда их название «мультикопийные плазмиды»). Исходя из этого, в дочерних клетках число плазмид может отличаться от такового в материнской клетке.

Плазмиды могут находиться в бактериальной клетке в двух состояниях – автономном и интегрированном. В первом случае плазмида располагается в цитоплазме. В интегрированном состоянии плазмиды встроены в структуру бактериальной хромосомы и реплицируются вместе с ней. В этом случае их нередко называют эписомами.

Особенностью плазмид является наличие у них «липких» концов. Они представляют собой короткие участки однонитчатой ДНК, которые заканчиваются 5^1-нуклеотидами. Эти участки содержат 15 – 20 нуклеотидов на каждом конце, они комплементарны между

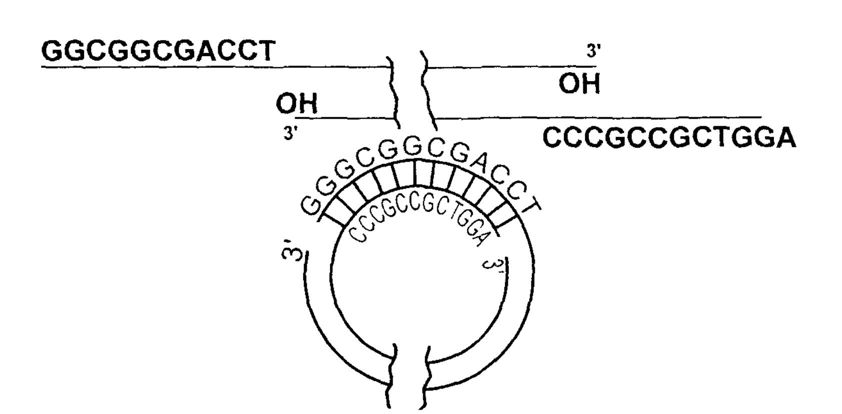


Рис. 87. *Липкие концы и образование кольцевой формы плазмиды*

собой и способны соединяться в пары из правой и левой половин (рис. 87). Это соединение является обратимым и зависит от температуры и концентрации солей. Липкие концы играют важную роль в интеграции плазмиды в бактериальную хромосому, а также в искусственном получении гибридных молекул ДНК, что широко используется в генетической инженерии.

Плазмиды обладают трансмиссивностью. Они способны переноситься из клетки в клетку, причем некоторые из них могут осуществлять этот перенос самостоятельно – конъюгативные плазмиды, присущие, главным образом, грамотрицательным бактериям. Неконъюгативные плазмиды не способны самостоятельно передаваться от одной клетки к другой. Этот перенос происходит с помощью конъюгативных плазмид либо факторов переноса. Роль последних могут играть бактериофаги в результате образования коинтегратов, то есть объединения плазмид с фаговой ДНК. Такой пассивный перенос получил название «мобилизации плазмид». В реципиентной клетке происходит распад коинтегратов на составляющие компоненты, которые существуют автономно.

Плазмиды способны сообщать клетке устойчивость к гомологичным плазмидам. Неспособность двух плазмид стабильно сосуществовать в одной бактериальной клетке получила название «несовместимость».

Изучение несовместимости используется для классификации плазмид. Для этого определяется принадлежность плазмид к различным группам несовместимости, число которых достигает нескольких десятков. К одной группе несовместимости относятся плазмиды, несовместимые между собой, но совместимые с плазмидами из других групп несовместимости.

Плазмиды могут теряться бактериальными клетками. Это происходит спонтанно, в процессе деления клеток, когда отдельные дочерние клетки оказываются свободными от плазмид. Однако чаще потеря плазмид (их элиминация) происходит под воздействием некоторых химических веществ, таких как акридиновый оранжевый, бромистый этидий, митомицин С и др.

Плазмиды часто контролируют у бактерий определенные свойства. В зависимости от этих свойств плазмиды могут быть разделены на ряд типов.

F-плазмида (фактор фертильности) содержит гены, контролирующие синтез F-фимбрий, с помощью которых осуществляется конъюгация бактериальных клеток. F-плазмида является конъюгативной, она существует автономно, а также может интегрировать в бактериальную хромосому, то есть является типичной эписомой. В некоторых случаях F-плазмида может содержать бактериальные гены, в этом случае ее называют F^1-плазмидой.

R-плазмиды – конъюгативные плазмиды молекулярной массы 40 – 80 МДа, детерминирующие множественную лекарственную устойчивость бактерий. Эти плазмиды состоят из двух групп генов: генов, определяющих перенос плазмиды (RTF, resistence transfer factor), и генов, ответственных за резистентность к лекарственным веществам. R-плазмиды передаются от клетки к клетке с высокой частотой (до 7 – 8%) и имеют важное значение в распространении многих патогенных и условно-патогенных бактерий.

Плазмиды бактериоциногенности контролируют синтез бактериальными клетками бактериоцинов – белковых: веществ, летальных для бактерий. Среди этих

плазмид имеются как конъюгативные, так и неконъюгативные. Наиболее изученными являются *Col-плазмиды*, детерминирующие синтез колицинов у E. coli.

Hly-плазмиды, ответственные за синтез гемолизинов, имеющие молекулярную массу 40 – 90 МДа, являются конъюгативными.

Ent-плазмиды, или плазмиды энтеротоксигенности, детерминируют синтез бактериями термостабильного (ST) и термолабильного (LT) энтеротоксинов. Эти плазмиды также имеют молекулярную массу 40 – 60 МДа.

Плазмиды антигенов колонизации определяют синтез бактериями антигенов, обеспечивающих адгезию бактерий на клетках в организме человека и животных.

Плазмиды деградации обнаружены у некоторых штаммов Pseudomonas. Эти плазмиды контролируют способность бактерии расщеплять некоторые вещества, например камфору (плазмида CAM), ксилол (плазмида XYL), салицилат (плазмида SAL).

К плазмидам относятся также *профаги* – стадия существования умеренных бактериофагов. Профаги, как правило, находятся в интегрированном состоянии, но могут присутствовать и в цитоплазме клеток (в этом случае их называют фазмидами).

С плазмидами связывают патогенность ряда бактерий и их отдельных штаммов (E. coli, Shigella, Y.enterocolitica, Staphylococcus и др.).

➲ Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Какие организмы относят к прокариотам?
2. Назовите основные морфологические особенности прокариот.
3. Как устроена клеточная стенка у грамположительных и грамотрицательных бактерий?
4. Как устроены и функционируют жгутики бактерий?
5. Что такое споры бактерий и как они образуются?
6. Как устроен геном прокариот?

ФИЗИОЛОГИЯ МИКРООРГАНИЗМОВ

Химический состав микробной клетки

Среди различных групп микроорганизмов химический состав лучше всего изучен у бактерий. Поэтому рассмотрение данного вопроса проводится на примере этих микроорганизмов.

Прежде всего следует отметить, что определение химического состава микробной клетки представляет определенные трудности, которые обусловлены малыми размерами микроорганизмов и ничтожным количеством веществ, входящих в их состав, стадиями развития микробной клетки, значительной зависимостью от внешней среды и т. д. Исходя из этого, цифровые значения, касающиеся химического состава микробной клетки, имеют значительные колебания.

Химический состав микробной клетки может быть охарактеризован с двух позиций – качественной и количественной. Качественный состав микробной клетки может быть определен после избирательной окраски (например, при окраске по Фельгену выявляются альдегидные группы, свидетельствующие о содержании ДНК) с помощью цитохимических методов исследования или люминесцентной микроскопии. Для количественного определения соединений необходимо выделить, очистить, идентифицировать каждое вещество, входящее в состав клетки.

В целом химический состав бактериальной клетки в качественном отношении практически не отличается от животных и растительных клеток высших организмов. В состав бактерий входят в основном те же органические и минеральные вещества. Различия выявляются в количественном содержании тех или иных соединений. Кроме того, автономность существования микробной клетки накладывает определенный отпечаток на химический состав клетки, что выражается, в первую очередь, в широком наборе ферментов у бактерий.

Бактериальная клетка состоит из воды и сухого остатка, который представляет собой смесь органических и минеральных соединений. Последние входят в состав органических соединений и частично находятся в свободном состоянии в клетке.

Вода составляет основную часть тела бактериальной клетки – на нее приходится от 75 до 90% массы клетки. Содержание воды в микробной клетке может меняться в зависимости от вида микроба, возраста культуры, состава питательной среды. В спорах содержание воды снижается до 40%.

Вода в клетке находится в свободном либо связанном состоянии. Свободная вода служит растворителем для различных веществ, она легко подвергается испарению при высушивании. На ее долю приходится основная часть воды клетки. Связанная вода труднее поддается удалению высушиванием или замораживанием. Она находится в связанном с коллоидами клетки состоянии, что обусловлено адсорбцией либо химическими связями. От этой воды зависит *криоскопическая точка* цитоплазмы клетки (снижение температуры замерзания по сравнению с чистым растворителем).

Вода в микробной клетке играет разнообразную роль. Она является дисперсионной средой для всех коллоидов клетки, служит источником водородных и гидроксильных ионов, в ней происходят все биохимические реакции в клетке. Кроме того, вода служит источником кислорода и водорода у автотрофных бактерий.

Сухой остаток составляет от 10 до 25% массы бактериальной клетки. Основная часть его (около 95%) представлена макромолекулярными соединениями. В состав сухого остатка входят также низкомолекулярные органические соединения и неорганические вещества, чаще в виде солей. Основной материал сухого остатка составляют азот, кислород, углерод и водород. Содержание этих элементов может колебаться довольно значительно. Так, содержание углерода у микробов составляет 40 – 55% сухого вещества, кислорода – 30 – 40%,

Таблица 12

Содержание основных элементов микроорганизмов
(в % сухого вещества)

Микроорганизм	Углерод	Кислород	Азот	Водород
Бактерии	50,4	30,5	12,3	6,8
Грибы	47,9	40,2	5,2	6,7
Дрожжи	49,8	31,1	12,4	6,7

азота – 6 – 15%, водорода – 6 – 8%. Однако у разных представителей микроорганизмов эти соотношения могут варьировать (табл. 12).

Неорганические вещества могут составлять от 2 до 30% сухого остатка бактерий, причем в молодых клетках их обычно содержится больше, чем в старых, примерно в 6 – 7 раз. Так как минеральные вещества определяют в золе после прокаливания микробной массы, их нередко называют зольными элементами. Бактерии особенно богаты фосфором, который входит в состав нуклеиновых кислот, липидов. У некоторых бактерий (например, у микобактерий туберкулеза) на него приходится до 75% зольных элементов. В среднем содержание фосфора находится в пределах 3% сухого вещества клетки. Бактерии содержат в сухом остатке около 1% калия, натрия, серы. Калий и натрий являются важнейшими клеточными катионами. Сера входит в состав многих белков. Кальций, магний, хлор составляют около 0,5% сухого вещества, железо – около 0,2%. Кальций и магний являются важными катионами. У грамположительных бактерий отмечается повышенное содержание ионов магния, который связан с РНК. Хлор является анионом, железо входит в состав некоторых белков. Некоторая часть минеральных веществ находится в клетке в следовых количествах (в сумме около 3% сухого остатка) – их объединяют общим термином «микроэлементы». Сюда относятся цинк, марганец, кобальт, молибден, медь, вольфрам и другие. Эти элементы входят в состав ферментов, витаминов. Некоторые катионы и анионы являются активаторами ферментов.

Таблица 13

Содержание макромолекул в клетках Escherichia coli
(из Стаутхамера)

Макромолекулы	Количество, в % сухих веществ
Белки	52,4
Полисахариды	16,6
Липиды	9,4
РНК	15,7
ДНК	3,2
Сумма	97,3

Минеральные соли необходимы клетке для регуляции осмотического давления, pH, окислительно-восстановительного потенциала, активации ферментов.

Органические вещества в микробных клетках содержатся, главным образом, в виде сложных высокомолекулярных соединений (табл. 13), на долю которых приходится 97 – 98% сухих веществ. Остальная часть сухого вещества бактерий представлена низкомолекулярными веществами и минеральными солями.

Белки. Содержание белков у бактерий колеблется в пределах 40 – 80% сухой массы клетки. Количество белков снижено обычно в клетках, содержащих много липидов, гликогена и других включений.

По химическому составу белки бактерий мало отличаются от белков растений и животных. Они состоят из тех же 20 аминокислот. Однако у бактерий преобладают кислые и нейтральные аминокислоты (аланин, лейцин, глютаминовая кислота). Часто в состав бактерий входят специфические аминокислоты, отсутствующие в белках других клеток, – например, клеточные стенки бактерий содержат α-ε-мезодиаминопимелиновую кислоту.

Белки бактерий представлены, главным образом, сложными комплексами с другими соединениями, т. е. являются протеидами. Свободные аминокислоты находятся в цитоплазме клетки в незначительных количествах – 200 – 500 мг на 1 г вещества клетки. Эти аминокислоты идут на синтез белков. Происхождение их эндогенное либо экзогенное. Некоторые бактерии

способны сами синтезировать необходимые им аминокислоты, другие требуют поступления их из окружающей среды (ауксотрофные бактерии).

Часть протеидов микробной клетки составляют нуклеопротеиды – комплексы белков с нуклеиновыми кислотами. Большинство из них приходится на рибонуклеопротеиды (РНП), меньшая часть – дезоксирибонуклеопротеиды (ДНП). Нуклеопротеиды входят в состав антигенов клетки, в состав запасных питательных веществ, участвуют в генетических процессах.

Липопротеиды (комплексы белков с липидами) входят в состав клеточных стенок, цитоплазматической мембраны, находятся в виде включений. У некоторых бактерий (туберкулезные микобактерии) количество липопротеидов достигает 30% массы клетки. Липопротеиды представлены в основном фосфолипидами, а также стероидами.

Мукопротеиды (муцины) представляют собой комплексы белков с углеводами, имеют вязкую консистенцию, входят в состав капсулы бактерий.

Хромопротеиды – комплексы белков с металлами, как правило, окрашенные вещества (пигменты), входят в состав ферментов, главным образом, окислительно-восстановительных.

Белки играют, в первую очередь, структурную роль, входя в состав практически всех структурных компонентов клетки. Ряд белков бактерий выполняют регуляторные функции – белки-репрессоры. Многие бактерии продуцируют токсические продукты, по своей природе являющиеся белками. Наконец, к белкам относятся ферменты, играющие исключительно важную роль в жизнедеятельности микробной клетки.

Ферменты микроорганизмов по своей структуре, свойствам, функциям не отличаются от ферментов других организмов. Одной из главных особенностей этих ферментов является то, что в зависимости от условий появления в клетке они подразделяются на две группы. Конститутивные ферменты постоянно присутствуют

в клетке, их синтез происходит с постоянной скоростью. Такие ферменты составляют меньшую часть ферментов микроорганизмов. Большинство ферментов микробной клетки относится к индуцибельным, или адаптивным. Эти ферменты синтезируются в клетке под воздействием каких-либо веществ (индукторов), чаще всего субстратов данного фермента. При отсутствии этих веществ гены, контролирующие синтез фермента, находятся в репрессированном состоянии, а фермент содержится лишь в следовых количествах.

Ферменты представляют собой белки, обладающие каталитическими функциями. Они способны распознавать субстраты, катализировать их превращения и обеспечивать регуляцию своей активности. Действуя как биокатализаторы, ферменты снижают энергию активации, катализируемые ими реакции происходят при обычных температурах.

Ферменты микроорганизмов очень разнообразны и различаются у представителей различных систематических групп. В зависимости от набора ферментов у бактерий проводится их идентификация. Микроорганизмы способны выделять в окружающую среду различные ферменты, которые деградируют органические и минеральные соединения и делают их доступными для поступления в клетку. Ферменты, вырабатываемые микроорганизмами, являются нередко объектом микробиологической промышленности.

Нуклеиновые кислоты. Содержание нуклеиновых кислот в микробных клетках может колебаться от 3 до 30% сухого вещества, причем на ДНК приходится 3 – 5%, на РНК – 7 – 10%. Количество нуклеиновых кислот широко меняется в зависимости от стадии развития клетки. В период, предшествующий делению клетки, количество ДНК резко возрастает. ДНК входит в состав *нуклеоидов* бактериальной клетки. Она образует единую гигантскую двухнитчатую молекулу общей длиной до 3 мм с молекулярной массой свыше 10^9 Да.

Кроме того, у бактерий ДНК часто встречается в виде цитоплазматических наследственных элементов (плазмид) различной величины. РНК находится в рибосомах, присутствует в цитоплазме клетки.

ДНК бактерий характеризуется видовой специфичностью. Представители одного вида и близких видов одного и того же рода имеют близкие показатели содержания гуанина и цитозина. На определении молярного содержания процента гуанина и цитозина основана геносистематика бактерий.

Липиды. Содержание липидов в микробных клетках может колебаться от 1 до 30%. Липиды микроорганизмов представляют собой гетерогенную группу химических соединений, которые не растворяются в воде, но растворяются в неполярных растворах (эфир, хлороформ, бензин). Липиды микроорганизмов более разнообразны, чем у высших организмов. Они могут находиться в виде простых соединений либо комплексов. Простые липиды представлены сложными эфирами глицерина и жирных кислот. У микробов содержатся различные жирные кислоты – насыщенные (пальмитиновая, стеариновая, капроновая), ненасыщенные (линолевая, дифтериновая). Некоторые бактерии содержат измененные жирные кислоты, присущие только бактериям,– миколовая, лактобациллиновая.

Сложные липиды имеют в своем составе другие группы, например остатки фосфорной кислоты, сульфаты, азотистые основания. Они могут содержать белки (липопротеиды), полисахариды (липополисахариды).

Обычно больше липидов содержится в молодых культурах. Липиды входят в состав мембран и клеточные стенки микробных клеток.

Липиды выполняют у микроорганизмов различные функции. Они играют роль запасных питательных веществ, участвуют в энергетическом обмене, входят в состав мембран клетки, участвуют в обеспечении их проницаемости, входят в состав антигенов клетки.

Углеводы. Микробные клетки могут содержать до 20 – 30% углеводов в сухом остатке. Углеводы микроорганизмов представлены моносахаридами и полисахаридами. Моносахариды микробов относятся в основном к триозам, тетрозам, пентозам, гексозам и гептозам.

Существенную роль у микробов играют дисахариды (мальтоза, сахароза, лактоза).

Полисахариды микроорганизмов состоят из многих моносахаридов, связанных в высокомолекулярные соединения, имеющие молекулярную массу от 10 тыс. до 4 млн. Да.

Полисахариды микробов могут быть безазотистыми и азотсодержащими. Безазотистые полисахариды обычно входят в состав капсулы бактерий, азотсодержащие – в состав клеточных стенок, где представлены аминосахарами (например, N-ацетилглюкозамином), на долю которых приходится до 10 – 20% вещества клеточных стенок бактерий.

Полисахариды, как и липиды, играют у микробов роль запасных питательных веществ, входя в состав включений гликогена, крахмала; они также участвуют в энергетическом обмене микробной клетки. Полисахариды нередко включаются в состав бактериальных токсинов, антигенов микробной клетки, в которых нередко обусловливают специфичность, как, например, у энтеробактерий. Полисахариды служат также источником углерода при питании.

Метаболические процессы в микробной клетке

Основные различия в строении эукариотической и прокариотической клетки существенно влияют на локализацию метаболических процессов в них при незыблемости принципа единства строения, функции и состава, основанного на положениях клеточной теории Т. Шванна (табл. 14).

Для осуществления метаболизма микробная клетка нуждается прежде всего в питательных веществах.

Ими являются соединения, которые поглощаются микроорганизмами из окружающей среды для удовлетворения своих потребностей в исходных материалах для биосинтеза (синтеза макромолекул из более простых соединений) и получения энергии.

По своему назначению питательные вещества можно разделить на две группы. Первую составляют соединения, используемые для синтеза различных компонентов клетки, в основном цитоплазмы. Это пластический, или строительный, материал. Сюда, в первую очередь, относятся аминокислоты. Вторая группа представлена веществами, служащими источником энергии для клетки. При их окислении или расщеплении микробами выделяется энергия, необходимая клетке для роста и размножения. Типичным представителем этой группы веществ является глюкоза. Как известно, основным источником энергии на Земле является Солнце. Однако солнечную энергию способны использовать непосредственно лишь немногие микроорганизмы. Их называют фототрофами. К ним относятся цианобактерии, фотосинтезирующие бактерии.

Большинство микроорганизмов, использующих энергию, заключенную в различных химических соединениях, являются хемотрофами. Они, в свою очередь, подразделяются на две группы: если используются неорганические соединения, то микроорганизмы относятся к хемолитотрофам, если органические – то к хемоорганотрофам.

Количество неорганических веществ, окисляемых хемолитотрофными микробами, невелико. Это сероводород, водород, тиосульфат, нитриты и некоторые другие. Наоборот, источники энергии, используемые хемоорганотрофами, более многочисленны (табл. 15).

Соединения, входящие в приведенные группы питательных веществ, играют обычно двоякую роль. Так, аминокислоты могут также являться источником энергии при их расщеплении, а глюкоза служит строительным материалом для построения полисахаридов клетки.

Таблица 14

Локализация функций в эукариотической и прокариотической клетке

Структура (органелла)	Прокариотическая клетка	Эукариотическая клетка
1	2	3
Клеточная стенка	Встраивание готовых компонентов клеточной стенки в пептидогликановый скелет, образование пептидных связей, формирование муреина	Связь с соседними клетками, транспорт жидкости (растения)
Плазматическая мембрана	Обмен веществ (транспортные системы), рецепция, межклеточное узнавание. Система переноса электронов и окислительного фосфорилирования (АТР-синтетаза). Синтез липидов. Образование клеточной стенки (связывание пентапептида мурамовой кислоты с N-ацетилглюкозамином и присоединение пяти остатков глицина, перенос компонента клеточной стенки)	Обмен веществ (транспортные системы), рецепция, межклеточное узнавание
Цитозоль	Гликолиз. Большинство реакций промежуточного обмена	Гликолиз. Глюконеогенез. Биосинтез жирных кислот, сахаров, нуклеотидов, аминокислот. Активация аминокислот. Фосфоглюконатный путь. Большинство реакций промежуточного обмена
Митохондрии	–	Транспортные системы. Превращение липидов в промежуточные продукты обмена, участвующие в дальнейших реакциях в матриксе
Наружная мембрана	–	Использование АТР для фосфорилирования нуклеотидов

Окончание таблицы 14

1	2	3
Межмембранное пространство	–	Цепь переноса электронов (дыхательная цепь)
Внутренняя мембрана	–	АТР-синтетаза (сферические частицы), транспортные белки
Матрикс	–	Цикл Кребса. Окисление пировиноградной кислоты и жирных кислот. Митохондриальная ДНК, рибосомы, РНК. Экспрессия митохондиального генома
Ядро	Нуклеоид, репликация ДНК, транскрипция	Репликация ДНК. Транскрипция, синтез некоторых ядерных белков
Ядрышко	–	Синтез рибосомных РНК
Рибосомы	Синтез белка	Синтез белка
Эндоплазматический ретикулум	–	Синтез липидов и стероидов, липидных и белковых компонентов клеточных органелл. Биосинтез липидов и гликозилирование белков (в том числе олигосахарида, связанного с аспарагином), перенос веществ
Комплекс Гольджи	–	Модификация, сортировка, упаковка, транспорт, избирательный экспорт; круговорот мембран, образование лизосом
Лизосомы	–	Внутриклеточное расщепление макромолекул
Пероксисомы	–	Окислительные реакции с участием молекулярного кислорода

Таблица 15

Классификация организмов по источникам энергии и восстанавливающих эквивалентов

Тип	Источник энергии	Окисляемое соединение – поставщик восстанавливающих эквивалентов	Организм
Фотолитотрофы	Свет	Неорганические соединения (H_2O, H_2S, S и др.)	Зеленые клетки высших растений, фотосинтезирующие бактерии
Фотоорганотрофы	Свет	Органические соединения	Несерные пурпурные бактерии
Хемолитотрофы	Реакции окисления-восстановления	Неорганические соединения (H_2, H_2S, NH_3, Fe^{2+})	Водородные, серные, денитрифицирующие, железобактерии
Хемоорганотрофы	Реакции окисления-восстановления	Органические соединения	Животные, большинство микроорганизмов, нефотосинтезирующие клетки растений, грибы

Каковы потребности микробных клеток в питательных веществах и как они удовлетворяются? Для построения клеточных компонентов микробная клетка нуждается, в первую очередь, в основных элементах.

Кислород и водород микробы получают главным образом из воды, а также из воздуха.

Потребности в углероде микроорганизмы удовлетворяют по-разному, и в зависимости от типа углеродного питания различают несколько групп микробов.

Автотрофы, для которых единственным источником углерода является углекислота. Энергию для этого процесса потребления углерода микробы получают за счет окисления неорганических соединений – это хемосинтезирующие автотрофы. Например, у нитрифицирующих бактерий реакция идет следующим образом:

$$2NH_3 + 3O_2 \rightarrow 2HNO_2 + 2H_2O + 65 \text{ ккал}$$
$$\text{или } 2HNO_2 + O_2 \rightarrow 2HNO_3 + 21 \text{ ккал.}$$

Фотосинтезирующие автотрофы используют солнечную энергию. Эти бактерии содержат хлорофилл, каротиноиды.

Гетеротрофы, получающие углерод из органических соединений, также подразделяются на *фотосинтезирующие* и *хемосинтезирующие*. Первые используют солнечную энергию за счет своих пигментов, вторые получают энергию благодаря окислению глюкозы или азотсодержащих соединений. В свою очередь, хемосинтезирующие гетеротрофные микроорганизмы делятся на две группы: метатрофы, усваивающие углерод из мертвого органического материала, и паратрофы, использующие углерод из органических веществ живых организмов. Метатрофы являются сапрофитами, паратрофы ведут паразитический образ жизни. При этом они могут быть факультативными или облигатными паразитами. К последним относятся риккетсии, хламидии, вирусы.

Промежуточное положение между автотрофными и гетеротрофными микроорганизмами занимают **прототрофные**, которые усваивают углерод из органических соединений (как гетеротрофы), а азот – из минеральных веществ (как автотрофы).

По способу усвоения азота также различают несколько групп микроорганизмов: усваивающие молекулярный азот, азот из аммиачных солей, из нитратов и нитритов, из простых белков и из сложных белков.

Способностью усваивать молекулярный азот обладают лишь некоторые прокариоты. Это азотфиксирующие микроорганизмы. Фиксация азота заключается в химическом связывании свободного газообразного азота с другими элементами. Такой способностью обладают микроорганизмы, способные синтезировать фермент нитрогеназу, детерминируемый специальными nif-генами. Нитрогеназа представляет собой двухкомпонентный фермент, содержащий железо, серу, молибден. Компонент I представлен белком, включающим 2 атома молибдена и 28 – 34 атома негемового железа (Mo-Fe – белок). Его функция состоит в связывании и восстановлении

субстрата – молекулярного азота. Кроме того, он может связывать и восстанавливать ацетилен, цианиды. Компонент II содержит железо и серу (Fe-S – белок), то есть относится к ферредоксинам. Он дополняет компонент I электронами, а также связывает ATP и магний.

Для связывания азота требуется 6 электронов:

$$6H + 6e^{-} + N \equiv N \rightarrow 2NH_3.$$

Энергия для этого процесса получается за счет гидролиза ATP. Требуемое количество ATP варьирует у разных бактерий. Так, виды Azotobacter требуют 4 – 5 молекул ATP, тогда как Clostridium pasteurianum – 20 молекул. ATP связывается с компонентом II нитрогеназы и не гидролизуется до переноса этим компонентом электронов к компоненту I.

Электроны для фиксации азота получаются в результате фотосинтетических реакций или из источников углерода (как, например, пирувата). Носителем электронов являются ферредоксины (рис. 88).

Способностью фиксировать азот обладают как свободноживущие, так и симбиотические микроорганизмы. К первым относятся аэробные представители родов Azotobacter, Beijerinckia, Azomonas, Aquaspirillum, микроаэрофилы (Xanthobacter autotrophicum, Azospirillum lipoferum, Thiobacillus ferrooxidans), факультативные анаэробы (Klebsiella pneumoniae, Klebsiella aeiogenes, Klebsiella oxytoca, Citrobacter freundii, виды Enterobacter), анаэробные представители рода Clostridium. Симбиотическую фиксацию азота осуществляют бактерии рода Rhizobium, некоторые актиномицеты (более подробно о симбиозе растений с азотфиксирующими бактериями рассказано в разделе, посвященном корню). Микроорганизмы, способные фиксировать молекулярный азот, называют нитрогенбактериями.

$$2e^{-} \rightarrow \text{Fd-I}2e^{-} \rightarrow \text{Fd-II}2e^{-} \rightarrow \text{Fd-III}2e^{-} \begin{cases} \nearrow N_2 - \text{нитрогеназа} \\ \searrow 2NH_3 + \text{нитрогеназа} \end{cases}$$

Рис. 88. *Перенос электронов различными ферредоксинами*

Большинство микроорганизмов способны усваивать азот в восстановленной форме. Исходя из этого, нитраты используются ими после восстановления до аммиака, которое осуществляется в два этапа при участии ферментов нитратредуктазы и нитритредуктазы. Нитратредуктаза В является молибденсодержащим ферментом и катализирует восстановление нитратов до нитритов. Нитритредуктаза, содержащая железо и серу, восстанавливает нитриты до аммиака. Действие этого фермента подобно действию нитрогеназы, так как реакция требует участия 6 электронов и не освобождает каких-либо промежуточных продуктов. Описанный процесс называют ассимиляционной нитратредукцией. По конечному результату она подобна диссимиляционной нитратредукции или денитрификации. Однако между этими процессами имеются и существенные различия (табл. 16). Бактерии, усваивающие азот нитратов и нитритов, относятся к нитробактериям.

Соли аммония являются доступным источником азота для многих микроорганизмов, так как азот этих

Таблица 16

Различия между ассимиляционной и диссимиляционной нитратредукцией

(из М.В. Гусева и Л.А. Минеевой)

Признак	Ассимиляционная нитратредукция	Диссимиляционная нитратредукция
Локализация в клетке	В цитоплазме	В мембранах
Отношение к энергетическому метаболизму	Не связана с получением клеточной энергии	Связана с синтезом АТР
Отношение к O_2	Нечувствительна к O_2	O_2 ингибирует активность и репрессирует синтез NO_3^- и NO_2^- – редуктаз
Отношение к NO_3^- и NO_2^-	–	Индуцирует синтез соответствующих редуктаз
Отношение к NH_3	Репрессирует синтез ферментов	–
Судьба конечного продукта	Входит в состав азотсодержащих клеточных компонентов	Выделяется из клетки

соединений может прямо использоваться при синтезе аминокислот. Бактерии, для которых источником азота являются аммиачные соли, называются *аммонбактериями*.

Многие бактерии усваивают азот из простых белков – это пептонные бактерии. Наконец имеются бактерии, усваивающие азот из сложных белковых соединений.

Для построения своих структур микроорганизмам необходимы различные неорганические соли, с которыми клетка получает фосфор, серу, калий, кальций, натрий, магний, железо. Некоторые микробы требуют для своего развития присутствия микроэлементов. Минеральные вещества микроорганизмы получают из окружающей среды.

Многие микробы нуждаются в добавках специальных веществ, без которых они не способны существовать и которые не могут синтезировать сами. Это факторы роста, или ростовые факторы. К ним относятся некоторые аминокислоты, пурины и пиримидины, а также витамины. Бактерии, нуждающиеся в факторах роста, называют ауксотрофными.

Суммарные данные о питательных веществах и их назначении для микробной клетки приводятся в табл. 17.

Необходимые для питания вещества микроорганизмы получают из окружающей среды. Для культивирования бактерий в лабораторных или производственных условиях используются питательные среды, которые в зависимости от состава, консистенции, назначения являются достаточно разнообразными.

Таблица 17

Источники питательных веществ для микроорганизмов

Цель использования	Вещество
Строительные нужды	Минеральные соли, газообразный азот, углекислота, факторы роста
Энергетические нужды	Газообразный водород, сероводород, тиосульфат
Строительные и энергетические нужды	Углеводы, белки, аммиак, нитриты, нитраты

Питательные среды могут быть искусственными и естественными. К последним относятся некоторые природные субстраты, как, например, молоко, картофель, желчь, кровь, сыворотка и т. д. Искусственные питательные среды представляют собой смесь различных компонентов в достаточно расщепленном состоянии. Особое место занимают синтетические (минимальные) питательные среды, которые состоят из солевой основы с определенной pH и различных факторов роста.

Так как бактерии характеризуются широким разнообразием физиологических особенностей, приготовление универсальной искусственной питательной среды невозможно.

Питательные среды должны удовлетворять ряду требований: содержать необходимые для развития бактерий вещества в легко усвояемой форме, быть изотоничными, иметь оптимальную влажность, pH, вязкость, оптимальный окислительно-восстановительный потенциал, быть стерильными и, по возможности, прозрачными.

По консистенции питательные среды могут быть жидкими, плотными и полужидкими. Для получения плотных и полужидких сред к ним добавляют агар-агар, представляющий собой продукт переработки особого вида морских водорослей, который плавится при температуре 80 – 86°С, а затвердевает при комнатной температуре.

По назначению питательные среды подразделяются на простые (обычные), элективные, селективные и дифференциально-диагностические. Простые питательные среды предназначены для выращивания различных видов бактерий. Они представлены мясопептонным агаром, мясопептонным бульоном, пептонной водой. Элективные (избирательные) среды создают максимально благоприятные условия для роста определенных бактерий. Селективные среды содержат вещества, подавляющие рост одних бактерий и не влияющие на рост других. Дифференциально-диагностические среды создают возможность разграничить отдельные виды бактерий на основании особенностей их обмена.

Питательные вещества могут проникать в организм двумя путями: путем заглатывания, захватывания плотных частиц с последующим их перевариванием – голозойный способ; путем использования небольших по размерам молекул питательных веществ – голофитный способ. У микроорганизмов, за исключением некоторых представителей простейших (например, амебы), преобладает голофитный способ питания.

Поступление питательных веществ в микробную клетку происходит через всю ее поверхность. Основным препятствием для этого является цитоплазматическая мембрана. Через клеточную стенку в клетку свободно проникают ионы, молекулы и макромолекулы с молекулярной массой менее 600 Да. Чем меньше размеры молекул и чем они более гидрофобны, тем легче и быстрее они диффундируют через искусственный липидный бислой, не содержащий белков. Малые (18 Да) незаряженные молекулы воды быстро диффундируют через мембраны, также быстро диффундируют малые полярные молекулы (например, мочевина, CO_2, глицерол), гидрофобные молекулы (O_2, N_2, бензол), крупные незаряженные полярные молекулы вообще не способны диффундировать (глюкоза, сахароза). В то же время через цитолемму указанные вещества диффундируют легко благодаря наличию в ней мембранных транспортных белков, специфических для каждого химического соединения. Эти белки могут функционировать по принципу унипорта (перенос одного вещества через мембрану) или котранспорта (перенос двух веществ). Последний может быть в виде симпорта (перенос двух веществ в одном направлении) либо антипорта (перенос двух веществ в противоположных направлениях). При транспорте вторым веществом является H^+. Унипорт и симпорт являются основными способами переноса в прокариотическую клетку большей части веществ, необходимых для ее жизнедеятельности.

Различают два типа транспорта: пассивный и активный. Первый не требует затрат энергии, второй – энергозависимый. Пассивный транспорт незаряженных молекул осуществляется по градиенту концентрации,

транспорт заряженных молекул зависит от градиента концентрации H^+ и трансмембранной разности потенциалов, которые объединяются в трансмембранный градиент H^+ или электрохимический протонный градиент. Как правило, внутренняя цитоплазматическая поверхность мембраны несет отрицательный заряд, что облегчает проникновение в клетку положительно заряженных ионов.

В транспортных процессах прокариотической клетки основную роль играет электрохимический протонный градиент, при этом перенос идет против градиента концентрации веществ. На цитолемме эукариотических клеток с помощью натриево-калиевого насоса поддерживается мембранный потенциал. Этот насос, функционирующий как антипорт, накачивающий против градиентов концентрации K^+ в клетку, а Na^+ во внеклеточную среду, является ферментом АТР-азой. При этом в АТР-азе происходят конформационные изменения, в результате которых Na^+ переносится через мембрану и выводится во внеклеточную среду, а K^+ переносится внутрь клетки.

АТР-аза осуществляет также активный транспорт аминокислот и сахаров. Аналогичный механизм присутствует в цитолемме аэробных бактерий. Однако у них фермент вместо гидролиза АТР осуществляет его синтез из АДР и фосфата, используя протонный градиент. Таким же образом функционирует описанный выше бактериородопсин. Иными словами, один и тот же фермент осуществляет и синтез и гидролиз АТР.

В связи с наличием суммарного отрицательного заряда в цитоплазме прокариотической клетки ряд незаряженных молекул переносится по принципу симпорта с H^+, источником энергии является трансмембранный электрохимический градиент H^+ (например, глицин, галактоза, глюкоза), отрицательно заряженные вещества переносятся по принципу симпорта также с H^+ за счет градиента концентрации H^+, транспорт Na^+ из клетки осуществляется по принципу антипорта с H^+, который переносится в клетку также за счет градиента

концентрации H^+, механизм аналогичен ($Na^+ - K^+$) – насосу эукариот. Положительно заряженные вещества поступают в клетку по принципу унипорта за счет трансмембранной разности электрических потенциалов (например, аминокислоты лизин, аргинин, гистидин, K^+).

У прокариот в транспорте важную роль играет векторный перенос групп, или транслокация. При этом переносимое вещество (например, сахар) фосфорилируется, а донором фосфата является фосфоенолпируват (рис. 89).

В транспорте аминокислот и сахаров участвуют также периплазматические связывающие белки, находящиеся в пространстве между цитолеммой и клеточной стенкой.

Микроорганизмы синтезируют гидрофобные ионофоры, которые повышают проницаемость билипидного слоя для различных ионов. Перенос ионов с помощью ионофоров пассивный, не требующий затраты энергии. Ионофоры облегчают ионам передвижение через гидрофобные участки мембраны по электрохимическому градиенту, по принципу диффузии. Известны два типа ионо-

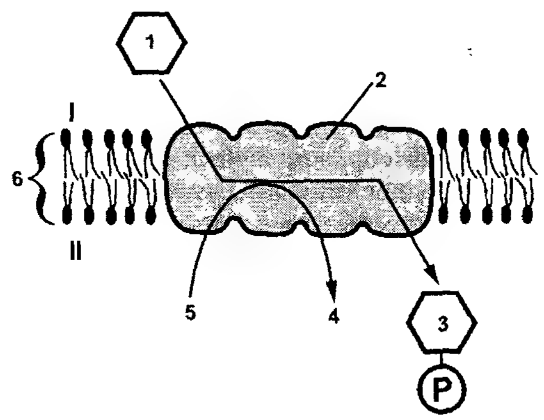


Рис. 89. *Активный транспорт сахаров внутрь бактериальной клетки:*
I – внеклеточное пространство; II – внутриклеточное пространство; 1 – сахар; 2 – фосфотрансферазная система; 3 – фосфорилированный сахар; 4 – пировиноградная кислота; 5 – фосфоенолпируват; 6 – плазматическая мембрана (по Б. Албертсу и соавт., с изменениями)

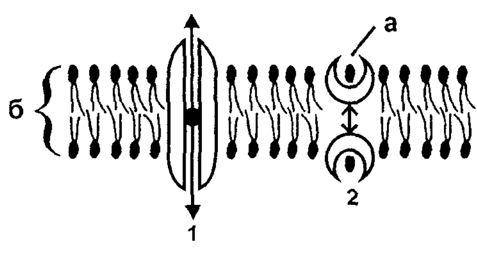


Рис. 90. *Каналообразующий ионофор (1) и подвижный переносчик (2):*
а – транспортируемый ион;
б – липидный бислой
(по Б. Албертсу и соавт., с изменениями)

форов: каналообразующие и подвижные переносчики (рис. 90). И те и другие встраиваются (растворяются) в липидном бислое. Ионофорами являются некоторые антибиотики, например валиномицин (подвижный переносчик K^{+}, Cs^{+}, Rb^{+}, NH_4^{+}), грамицидин, две молекулы которого образуют канал, переносящий одновалентные катионы; ионофор A_{23187} переносит Ca^{+} и Mg^{+} в клетку по принципу антипорта с H^{+}.

Одной из разновидностей ионофоров являются сидерофоры, синтезируемые некоторыми микроорганизмами вещества, которые связывают нерастворимое железо (Fe^{3+}), переносят его через мембрану внутрь клетки, где железо освобождается и восстанавливается до Fe^{2+}, которое является водорастворимым.

Таким образом, для того чтобы питательные вещества могли проникнуть в микробную клетку, необходимо, чтобы они находились в достаточно расщепленном виде. Некоторые вещества сразу проникают в клетку, так как находятся в среде в расщепленном состоянии или в стадии расщепления. Для подготовки питательных веществ к проникновению в клетку микробы выделяют во внешнюю среду ряд ферментов, гидролизующих эти вещества. Это так называемое внеклеточное переваривание.

После попадания питательных веществ в клетку дальнейшие процессы идут у всех организмов одинаково. Прежде всего происходят процессы расщепления этих веществ на небольшие фрагменты с последующим превращением их в ряд низкомолекулярных соединений (катаболизм). Эти процессы протекают

с освобождением энергии и запасанием ее в АТР или в других соединениях. Из образовавшихся веществ происходит синтез сначала мономеров (строительных блоков), а затем полимеров (макромолекул). Эти процессы протекают с поглощением энергии и представляют собой анаболизм.

Энергетический обмен

Совокупность биохимических реакций, служащих источником энергии для жизнедеятельности микробной клетки, называется дыханием микробов. У микроорганизмов, как и у эукариот, различают два типа дыхания: аэробное и анаэробное. Аэробное дыхание осуществляется в присутствии кислорода воздуха при участии ферментов цитохромов и цитохромоксидаз. Акцептором электронов является молекулярный кислород, восстановленным продуктом – вода. В анаэробном дыхании участвуют ферменты дегидрогеназы. В зависимости от типа дыхания различают несколько групп микроорганизмов.

Строгие (облигатные) *аэробы* растут только при наличии воздуха, обладают набором ферментов для аэробного дыхания, производят полное окисление углеводов до CO_2 и H_2O.

Строгие анаэробы могут развиваться лишь в бескислородной среде, обладают анаэробным дыханием.

Факультативные анаэробы способны развиваться как в бескислородных, так и в кислородных условиях. Процесс дыхания у них протекает в две фазы – сначала фаза анаэробного роста, а затем потребление кислорода и более глубокое расщепление углеводов. Они обладают обоими наборами ферментов.

Микроаэрофилы развиваются при низких концентрациях кислорода – до 1%. К ним относятся спирохеты, актиномицеты.

Аэротолерантные микробы могут развиваться при пониженных концентрациях кислорода – до 10%. Примером могут служить Clostridium perfringens.

Капнические микробы требуют повышенного содержания углекислоты (например, Brucella abortus).

Энергетический обмен у прокариот в основном включает в себя те же этапы, что и у эукариот (подробно об этом написано в разделе, посвященном основным реакциям тканевого обмена). Гликолиз является наиболее распространенным путем катаболизма гексоз у многих микроорганизмов. Наряду с этим, некоторые из них используют и другие пути: пентозофосфатный и 2-кето-3-дезокси-6-фосфоглюконатный.

Пентозофосфатный путь (путь Варбурга – Диккенса – Хореккера) – это цепь ферментативных реакций, в результате которых образуется $NADPH_2$, осуществляющий восстановительные реакции и рибозо-5-фосфат, участвующий в биосинтезе нуклеотидов и нуклеиновых кислот (рис. 91). Приводим суммарную реакцию:

$$\text{глюкозо-6-фосфат} + 2NADP^+ \Rightarrow \text{рибозо-5-фосфат} + CO_2 + 2NADPH.$$

Пентозофосфаты могут превращаться в 2 молекулы фруктозо-6-фосфата и одну молекулу глицеральдегид-3-фосфата. Реакция превращения пентозофосфатов в гексозофосфаты обратима.

2-кето-3-дезокси-6-фосфоглюконатный путь (КДФГ-путь, или путь Энтнера – Дудорова) осуществляется только у бактерий. Первые этапы до образования

Глюкоза $\xrightarrow[ATP \to ADP]{}$ глюкозо-6-фосфат $\xrightarrow[NADP \to NADPH + H^+]{}$ 6-фосфо-

глюконо-τ-лактон $\xrightarrow{\swarrow H_2O}$ 6-фосфоглюконовая кислота $\xrightarrow{\nearrow CO_2}$

$\xrightarrow[NADP^+ \to NADPH + H^+]{}$ D-рибулозо-5-фосфат

↑↓ ↑↓

D-ксилулозо-5-фосфат D-рибозо-5-фосфат

Рис. 91. *Схема окислительного пентозофосфатного пути*

Глюкоза → глюкозо-6-фосфат $\xrightarrow[\text{NADP} \rightarrow \text{NADPH} + \text{H}^+]{}$

→ 6-фосфоглюконовая кислота $\xrightarrow[\searrow H_2O]{}$ 2-кето-3-дезокси-6-фосфоглюконовая кислота

↓ ПВК

↓ глицеральдегид-3-фосфат

↓ ПВК

Рис. 92. *Путь Энтнера – Дудорова*

6-фосфоглюконата аналогичны реакциям пентозофосфатного пути. При отщеплении воды от 6-фосфоглюконата образуется КДФГ, расщепляющийся на ПВК и глицеральдегид-3-фосфат, который, в свою очередь, превращается в ПВК (рис. 92). В КДФГ-пути образуется по одной молекуле ATP, NADH + H^+ и $NADPH_2$.

Микроорганизмы используют разные пути катаболизма гексоз. Так, кишечная палочка использует в основном путь Эмбдена – Мейергофа – Парнаса (72%) и пентозофосфатный (28%).

ПВК является важнейшим метаболитом, из которого в процессе дальнейших превращений образуются различные вещества. В первую очередь ПВК должна превратиться в ацетил-CoA. Это возможно в результате следующих реакций.

1. У большинства аэробных организмов (включая прокариот):

$$\text{ПВК} + \text{CoA} + \text{NAD} \xrightarrow{} \text{Ацетил-CoA} + \text{NAD} + \text{H}^+ + \text{CO}_2.$$

↑

Пируватдегидрогеназа

2. У многих анаэробных бактерий (например, клостридии):

$$\text{ПВК} + \text{CoA} + 2\ \text{ферредоксин} \rightarrow \text{Ацетил-CoA} + 2\text{FdH} + \text{CO}_2.$$

↑

Пируват: ферредоксин-оксидоредуктаза

3. У бактерий, осуществляющих муравьинокислое брожение (например, энтеробактерии):

ПВК + СоА → Ацетил-СоА + Формиат.
↑
Пируват: формиат-лиаза

4. У дрожжей и бактерий, осуществляющих спиртовое брожение (например, Sarcina ventriculi):

ПВК + СоА → Ацетальдегид + CO_2.
↑
Пируватдекарбоксилаза

Итак, ацетил-СоА является ключевым метаболитом, который образуется в результате катаболизма белков, полисахаридов и жиров.

Следующий этап – *цикл лимонной кислоты (цикл Кребса)* – является центральным в процессе дыхания. Поскольку об этом подробно рассказано ранее, здесь мы не будем останавливаться на его подробностях (см. раздел, посвященный основным реакциям тканевого обмена).

Наряду с циклом Кребса, у многих микроорганизмов (например, кишечной палочки) осуществляется глиоксалатный цикл (рис. 93). В этом цикле 1-я и 2-я реакции аналогичны таковым цикла лимонной кислоты.

3. Изоцитрат под влиянием изоцитратлиазы расщепляется на сукцинат и глиоксалат.

4. Глиоксалат, соединяясь с ацетил-СоА (реакция катализируется малатсинтетазой), превращается в малат.

Последующие реакции продолжаются в последовательности цикла Кребса. Сукцинат используется микроорганизмом в процессах биосинтеза.

Перенос электронов и окислительное фосфорилирование, как у эукариот, обеспечивают синтез основного количества АТР у аэробных организмов. Сущность этого многоступенчатого процесса состоит в том, что вначале создается электрохимический протонный градиент по обеим сторонам мембраны, после чего происходит обратное перемещение протонов через АТР-синтетазу. Образовавшаяся в результате обратного потока протонов энергия употребляется для синтеза АТР (рис. 94).

Ацетил-CoA
CoA - SH
Цитрат-
синтетаза
Оксалоацетат
Цитрат
H^+ + NADH
Малатдегидро-
геназа
Аконитаза
NAD^+
Изоцитрат
Малат
Сукцинат
Малат-
синтетаза
Глиоксалат
H^+ + CoA - SH
Ацетил-CoA + H_2O

Рис. 93. *Глиоксалатный цикл*
(по А. Ленинджеру, с изменениями)

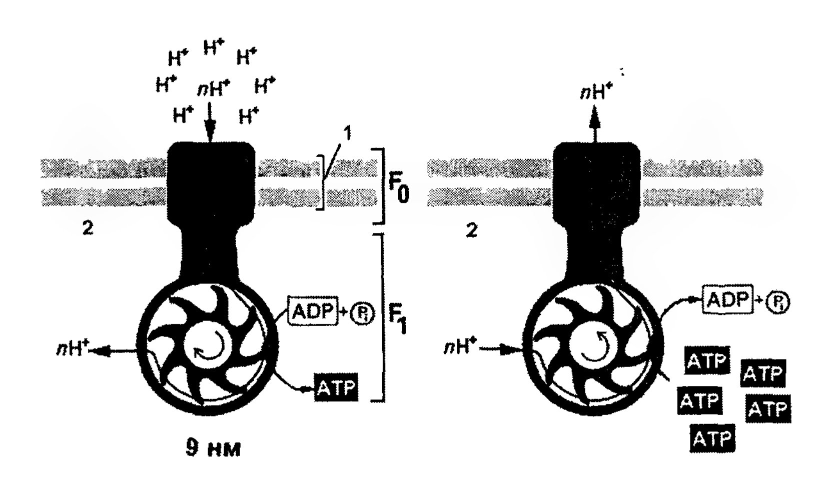


Рис. 94. *Действие ATP-синтетазы:*
1 – внутренняя митохондриальная мембрана; 2 – матрикс;
комплекс $F_0 \cdot F_1$-ATP-азы
(по Б. Албертсу и соавт., с изменениями)

Подробно о ходе соответствующих реакций также рассказано ранее (см. раздел, посвященный основным реакциям тканевого обмена).

Все бактериальные клетки, как аэробные, так и анаэробные, используют хемиосмотический механизм преобразования энергии. У аэробов процесс описан выше. За счет энергии электрохимического протонного потенциала в клетку транспортируются различные питательные вещества (симпорт) и выводится Na^+ (антипорт). Синтез АТР у анаэробов осуществляется в процессе гликолиза. При гидролизе АТР, катализируемом АТР-синтетазой, возникает протонный потенциал, за счет энергии которого, как и в аэробной клетке, осуществляется транспорт веществ в клетку и выведение Na^+ (рис. 95).

Анаэробное дыхание. Наряду с аэробным дыханием, при котором конечным акцептором водорода является кислород, многие микроорганизмы преобразуют энергию и получают АТР, осуществляя так называемое «анаэробное дыхание», при котором конечным акцептором водорода является кислород, входящий в состав различных соединений (карбонат, нитрат, сульфат, фумарат и т. д.). Электронотранспортная цепь этих микроорганизмов напоминает описанную выше у аэробов.

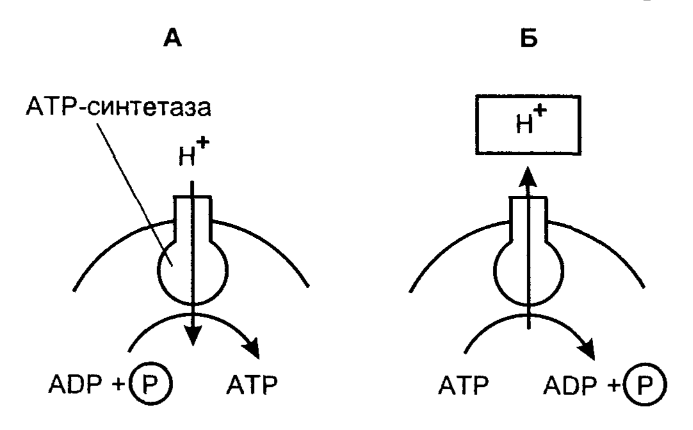


Рис. 95. Протондвижущая сила у аэробов (А) и анаэробов (Б) (по Б. Албертсу и соавт., с изменениями)

Денитрифицирующие бактерии являются факультативными анаэробами. Конечным акцептором водорода является *нитрат* (*нитратное дыхание*). В результате реакции образуется N_2. Этот процесс играет роль в круговороте азота в природе.

Ряд факультативных анаэробов и в том числе кишечная палочка восстанавливают нитрат до нитрита.

Сульфатредуцирующие бактерии – строгие анаэробы. Конечным акцептором электронов у них является сульфат, который восстанавливается до сероводорода.

Метанообразующие бактерии также осуществляют разложение органических веществ в процессе карбонатного дыхания. Эти микроорганизмы – строгие анаэробы. CO_2 используется ими в качестве конечного акцептора водорода, в результате чего образуется метан.

Анаэробные сукциногенные бактерии осуществляют фумаратное дыхание, в процессе которого фумарат восстанавливается до янтарной кислоты.

Все указанные группы микроорганизмов играют важную роль в процессах разложения органических веществ.

Брожения

В 1837 г. **Каньяр де ла Тур** предположил, что дрожжи принимают участие в превращении сахара в спирт при спиртовом брожении. В 1857 г. Луи Пастер доказал, что живые дрожжи осуществляют брожение. В конце XIX века **Э. Бухнеру** удалось добиться сбраживания сахаров под влиянием бесклеточного экстракта дрожжей, полученного при их механическом разрушении.

Согласно современным представлениям предковые прокариотические организмы получали АТР в процессе брожения (Гест, 1980) по принципу субстратного фосфорилирования. Этот метаболический процесс служит основным путем получения АТР у многих современных прокариот. При брожении в анаэробных условиях осуществляются окислительно-восстановительные

процессы. Часть образующихся веществ (органические кислоты) выводится из клетки, ПВК используется самой клеткой и для биосинтеза. Сбраживанию могут подвергаться углеводы, аминокислоты, пурины, пиримидины, органические кислоты, спирты. При брожении происходит анаэробное окисление, то есть отщепление электронов от промежуточных продуктов обмена, катализируемое дегидрогеназами, и акцептирование их другими продуктами обмена. Иными словами, и донорами, и акцепторами электронов являются одни и те же органические соединения.

Брожение осуществляют строгие анаэробы и некоторые факультативные анаэробы. Различают несколько типов брожений: молочнокислое, спиртовое, маслянокислое, пропионовокислое, муравьинокислое, уксуснокислое. В зависимости от количества образующихся основных продуктов брожения различают гомоферментативное и гетероферментативное брожения. При первом образуется один конечный продукт, при втором – несколько.

Молочнокислое брожение осуществляется бактериями семейства Lactobacillaceae, к которому относятся палочки и кокки. Это анаэробные (в то же время аэротолерантные) неподвижные микроорганизмы, не образующие спор. Данное семейство растет только в присутствии ростовых факторов. Эти бактерии отсутствуют в почве и воде, широко распространены в молоке и молочных продуктах, в кишечнике человека и животных, а также на растениях. В табл. 18 приведены основные характеристики молочнокислых бактерий.

Упрощенно процесс гомоферментативного молочнокислого брожения представлен на рис. 96.

$$\text{Глюкоза} \xrightarrow[\text{2NAD} \Rightarrow \text{2NADHH} + \text{2H}]{\text{2ADP} \longrightarrow \text{2ATP}} \text{2ПВК} \xrightarrow[\longrightarrow \text{2NAD}^{+}]{} \text{Молочная кислота}$$

Рис. 96. *Гомоферментативное молочнокислое брожение*

Таблица 18

Молочнокислое брожение

(по Г. Шлегелю, с изменениями)

Кокки		Палочки	
Гомоферментативное брожение: $C_6H_{12}O_6 \rightarrow 2CH_3{-}CHOH{-}COOH$			
Организм	Характеристика	Организм	Характеристика
Род Streptococcus		Род Lactobacillus	
S. faecalis S. salivarius S. pyogenes S. thermophilus S. diacetilactis	Сферические или овальные клетки, расположенные парами или в виде цепочек, делятся в одной плоскости	Термобактерии (температурный оптимум 40°С; при 15°С не растут)	
		L. lactis L. helveticue L. acidophilus L. bulgaricus L. delbrückii	Палочки, расположенные парами или в виде цепочек, делятся в одной плоскости
Pediococcus cerevisiae	Тетрады кокков, делятся в двух плоскостях (сферические клетки)	Стрептобактерии (температурный оптимум 30 – 37°С; при 15°С растут)	
		Lactobacillus casei	
		L. plantarum	
		Sporolactobacillus inulinus	

Гетероферментативное брожение: $C_6H_{12}O_6 \rightarrow CH_3{-}CHOH{-}CHOH + {+}CH_3{-}CH_2OH + CO_2$ (или $CH_3{-}CHOH$)			
Организм	Продукт	Организм	Продукт
Leuconostos mesenteroides (= Betacoccus)	Лактат, этанол, CO_2 (глюкоза); лактат, ацетат (рибоза); лактат, ацетат, CO_2, маннитол (фруктоза)	β-бактерии Lactobacillus brevis L. fermentum L. viridescens Bifidobacterium bifidum	Ацетат, лактат

Иными словами, гидрид-ион и один протон переносятся с NADH на ПВК, в результате чего образуется молочная кислота. Суть гомоферментативного брожения – восстановление ПВК до молочной кислоты с помощью NADH. При данном виде брожения образуется молочная кислота, в результате 11 последовательных ферментативных реакций, из которых 10 идентичны реакциям гликолиза. Одиннадцатая – восстановление пирувата до лактата – катализируется лактатдегидрогеназой, при этом освобождаются $2NAD^+$.

При гомоферментативном молочнокислом брожении микроорганизмы используют как моносахара

(главным образом, глюкозу), так и дисахара (мальтозу, лактозу). Последние предварительно расщепляются до моносахаров:

$$\text{лактоза} \xrightarrow{\beta\text{-галактозидаза}} \text{D-галактоза} + \text{D-глюкоза.}$$

Глюкоза расщепляется по описанному пути Эмбдена – Мейергофа – Парнаса, а галактоза подвергается дальнейшим ферментативным превращениям, в результате которых из нее в конечном итоге образуется глюкозо-6-фосфат. Гликоген или крахмал также подвергаются превращениям, при которых последовательно отщепляется глюкозный остаток в виде глюкозо-1-фосфата:

$$\text{глюкозо-1-фосфат} \xrightarrow{\text{фосфоглюкомутаза}} \text{глюкозо-6-фосфат.}$$

Таким образом, независимо от исходного субстрата при гомоферментативном молочнокислом брожении в реакцию вступает глюкозо-6-фосфат.

В процессе гомоферментативного брожения исходный субстрат – шестиуглеродная молекула глюкозы – превращается в трехуглеродную молекулу, в которой остается «запертым» большое количество энергии.

Сравним энергетическую эффективность брожения и дыхания. При брожении 1 моля глюкозы образуется 4 моля и расходуется 2 моля АТР, то есть клетка получает 2 моля АТР (217 кДж/моль). При кислородном дыхании клетка получает 38 молей АТР (2847 кДж/моль).

При гетероферментативном молочнокислом брожении образуются молочная и уксусная кислоты, спирт, CO_2, маннитол. В отличие от гомоферментативного, расщепление глюкозы происходит по пентозофосфатному пути, вплоть до образования ксилулозо-5-фосфата, который расщепляется на ацетилфосфат и глицеральдегид-3-фосфат. Последний превращается в лактат, как при гомоферментативном брожении. Ацетилфосфат может использоваться как для образования ацетата, так и для образования этанола.

Таблица 19

Микроорганизмы, осуществляющие спиртовое брожение

Организм	Характеристика	Отношение к O_2
Прокариоты:		
Sarcina ventriculi (кокки)	Грамположительные неподвижные крупные кокки, образуют пакеты из 8 и более клеток. Имеют клеточную стенку, окруженную целлюлозой	Аэротолерантный анаэроб
Erwinia amylovora	Грамотрицательные подвижные фитопатогенные палочки	Факультативный анаэроб
Zymomonas mobllis	Грамотрицательные подвижные короткие палочки	Анаэроб
Эукариоты:		
Дрожжи (высшие грибы)	Полиморфные клетки. Не имеют типичного мицелия, отдельные почкующиеся или делящиеся клетки и колонии	Аэробы

Молочнокислое брожение широко используется человеком с древнейших времен и до наших дней для изготовления молочнокислых продуктов, силоса, квашения и т. д.

Спиртовое брожение осуществляют прокариотические и эукариотические клетки (табл. 19).

Суть спиртового брожения – перенос водорода с NADH на фрагменты, образованные при метаболизме ПВК.

В процессе гликолиза глюкоза распадается до двух молекул ПВК. Последняя декарбоксилируется при участии пируватдекарбоксилазы:

$$\text{глюкоза} \xrightarrow[\text{2NAD} \rightleftarrows \text{2NADH + H}^+]{\text{2ADP} \longrightarrow \text{2ATP}} \text{2ПВК} \xrightarrow{\text{пируватдекарбоксилаза}}$$

$$\rightarrow \text{2 ацетальдегид} + 2CO_2.$$

Ацетальдегид восстанавливается до этанола, реакция катализируется NAD – зависимой алкогольдегидрогеназой:

$$\text{ацетальдегид} + \boxed{\text{NADH + H}^+} \xrightarrow{\text{алкогольдегидрогеназа}}$$

$$\rightarrow \text{этанол} + NAD^+.$$

В результате из одной молекулы глюкозы образуются две молекулы этилового спирта.

Zymomonas mobilis, в отличие от других микроорганизмов, осуществляющих спиртовое брожение, расщепляет глюкозу до ПВК не по пути Эмбдена – Мейергофа – Парнаса, а по пути Энтнера – Дудорова. Превращение ПВК в этанол происходит обычным путем.

Спиртовое брожение используется для получения различных алкогольных напитков, а также в хлебопечении (пекарские дрожжи, которые, выделяя CO_2, обеспечивают «подъем» теста).

Пропионовокислое брожение осуществляют одноименные бактерии рода Propionibacterium. Это грамположительные неподвижные аэротолерантные анаэробы палочковидной формы, не образующие спор. Клетки полиморфны, размножаются путем бинарного деления. Бактерии обитают в желудочно-кишечном тракте жвачных животных. Наряду с брожением, являющимся основным способом получения АТР, пропионовокислые бактерии осуществляют реакции цикла Кребса, окислительного пентозофосфатного пути, окислительного фосфорилирования. Суть пропионовокислого брожения – усложнение молекулы ПВК путем ее карбоксилирования (гетеротрофная ассимиляция углекислоты).

Расщепление глюкозы до ПВК идет по пути Эмбдена – Мейергофа – Парнаса. В результате карбоксилирования ПВК образуется щавелево-уксусная кислота, которая в цепи реакций, аналогичных реакциям цикла Кребса, последовательно превращается в яблочную ⇒ фумаровую ⇒ янтарную кислоты ⇒ сукцинил-СоА.

Важнейшим промежуточным продуктом является метилмалонил-СоА, который под влиянием биотинзависимой метилмалонил-СоА-карбоксилтрансферазы отдает CO_2 (биотин – переносчик CO_2) ПВК и превращается в пропионил-СоА. В результате переноса СоА на сукцинат (катализируется СоА-трансферазой) образуются сукцинил-СоА и пропионовая кислота. Под влиянием метилмалонил-СоА-мутазы (в ее состав входит витамин B_{12}) происходит обратимое превращение сукцинил-СоА в метилмалонил-СоА (рис. 97, 98). Янтарная кислота, будучи одним из промежуточных продуктов брожения, может образовываться в большом количестве как один из конечных продуктов.

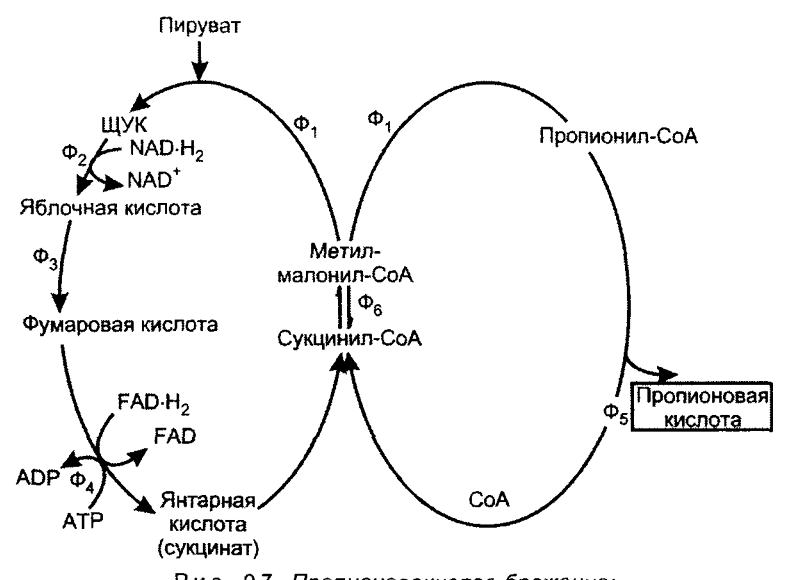


Рис. 97. *Пропионовокислое брожение:*
ЩУК – щавелево-уксусная кислота;
$Ф_1$ – метилмалонил-СоА-карбоксилтрансфераза;
$Ф_2$ – малатдегидрогеназа; $Ф_3$ – фумараза; $Ф_4$ – фумаратредуктаза;
$Ф_5$ – СоА-трансфераза; $Ф_6$ – метилмалонил-СоА-мутаза
(по М. В. Гусеву и Л. А. Минеевой)

В этом случае расщепление глюкозы идет по пути Эмбдена – Мейергофа – Парнаса до образования фосфоенолпирувата. Из последнего под влиянием фосфоенолпируваткарбокситрансферазы образуется щавелево-уксусная кислота, которая в дальнейшей цепи реакций превращается в янтарную кислоту подобно тому, как это происходит при пропионовокислом брожении.

Одним из конечных продуктов является уксусная кислота. Образование ее из ПВК происходит в последовательной цепи ферментативных реакций, представленной ниже. ПВК при участии кофермента А и пируватдегидрогеназы необратимо декарбоксилируется с образованием ацетил-СоА:

$$\text{ПВК} + NAD^+ + \text{CoA} \xrightarrow{\text{пируватдегидрогеназа}}$$
$$\rightarrow \text{ацетил-CoA} + CO_2 + NADH + H^+.$$

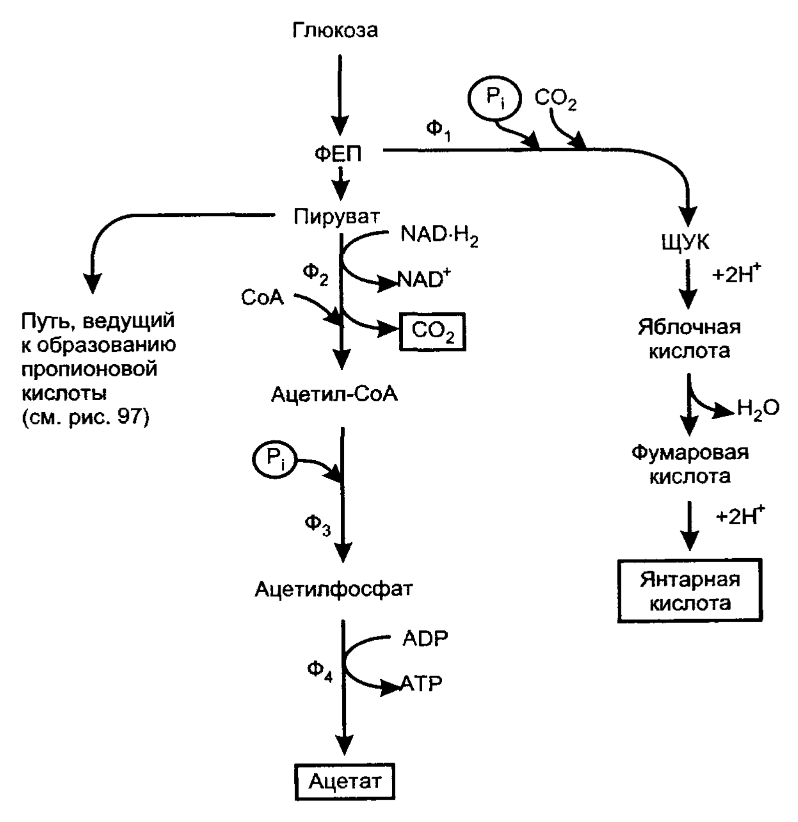


Рис. 98. *Пути образования янтарной, уксусной кислот и CO_2 пропионовыми бактериями:*

$Ф_1$ – ФЕП-карбокситрансфосфорилаза; $Ф_2$ – пируватдегидрогеназа; $Ф_3$ – фосфотрансацетилаза; $Ф_4$ – ацетаткиназа; P_i – неорганический фосфат; ФЕП – фосфоенолпируват

Ацетильная группа ацетил-CoA при участии фосфотрансацетилазы переносится на органический фосфат, в результате чего ацетил-CoA освобождается и образуется ацетилфосфат:

$$\text{ацетил-CoA} + \text{P} \xrightleftharpoons{\text{фосфотрансацетилаза}} \text{ацетилфосфат} + \text{CoA}.$$

И наконец, фосфатная группа при участии ацетаткиназы переносится на ADP, в результате чего образуется уксусная кислота и ATP:

$$\text{ацетилфосфат} + ADP \xrightleftharpoons{\text{ацетаткиназа}} \text{уксусная кислота} + ATP.$$

Пропионовокислое брожение используется при сыроварении (изготовление швейцарского сыра), в микробиологической промышленности для получения витамина B_{12}.

Маслянокислое брожение осуществляют микроорганизмы рода Clostridium. Это грамположительные анаэробные спорообразующие подвижные палочковидные бактерии (прямые или несколько изогнутые) с закругленными концами. Среди клостридий встречаются термофильные виды, хотя большинство из них мезофилы. Преобладают сахаролитические клостридии, которые сбраживают моно- или полисахариды; протеолитические сбраживают белки, пептиды, пептоны, аминокислоты; пуринолитические и пиримидинолитические – соответственно пурины и пиримидины.

Спектр веществ, образующихся при брожении, широк. Это кислоты (масляная, уксусная, молочная, муравьиная), спирты (этиловый, бутиловый, пропиловый), ацетон, CO_2, H_2. В табл. 20 представлены типы, субстраты и продукты брожения, осуществляемого клостридиями.

Суть маслянокислого брожения – конденсация двух молекул ацетил-CoA с образованием четырехуглеродной акцепторной молекулы ацетоацетил-CoA, которая впоследствии подвергается различным ферментативным превращениям (рис. 99).

Расщепление глюкозы до пирувата идет по пути Эмбдена – Мейергофа – Парнаса. Пируват декарбоксилируется до ацетил-CoA и CO_2 при участии пируват: ферредоксин-оксиредуктазы, при этом восстанавливается ферредоксин (ключевая реакция). В состав указанного фермента и ферредоксина входят описанные ранее железо-серные белки. Затем происходит конденсация двух молекул ацетил-CoA при участии тиолазы, в результате чего освобождается CoA и образуется ацетоацетил-CoA, который при участии β-гидроксибутирил-CoA-дегидрогеназы восстанавливается до β-оксибутирил-CoA.

Таблица 20

Клостридии, различающиеся по характеру брожения
(по Г. Шлегелю, с добавлениями)

Типы брожений и виды бактерий	Субстраты	Продукты брожения
I. Маслянокислое брожение		
C. butyricum	Глюкоза, крахмал, декстрин	Бутират, ацетат, CO_2, H_2
C. tyrobutyricum	Глюкоза или лактат (глицерол) + ацетат	Бутират, ацетат, CO_2, H_2
C. pasteurlanum	Глюкоза, крахмал, маннитол, инулин	Бутират, ацетат, CO_2
C. pectinovorum	Пектин, крахмал, гликоген, декстрин	Бутират, ацетат
II. Образование бутанола		
C. butylicum	Глюкоза	Бутират, ацетат, бутанол, 2-пропанол, CO_2, H_2
C. acetobytyllcum	Глюкоза, глицерол, пируват	Бутират, ацетат, бутанол, ацетон, ацетоин, CO_2, H_2
III. Образование пропионовой кислоты		
C. propionicum	Аланин, треонин	Ацетат, пропионат, CO_2, H_2
IV. Образование капроновой кислоты		
C. kluyveri	Этанол + ацетат + CO_2	Капронат, бутират, H_2
V. Осуществление реакции Стикленда		
C. botulinum	Белки, аминокислоты, пептиды	Ацетат, лактат, NH_3, H_2
C. histolyticum		
C. sporogenes		
C. sticklandil		
C. putrificum		
VI. Наличие особых метаболических путей		
C. aceticum	(CO_2 + H_2), фруктоза	Ацетат
C. tetanomorphum	Глутамат, гистидин	Бутират, ацетат, NH_3, CO_2, H_2
C. acidi-urici C. cylindrosporum	Мочевая кислота, ксантин, гипоксантин, гуанин	Ацетат, формиат, CO_2, NH_3, глицин
C. oroficum	Оротовая кислота	Ацетат, сукцинат, CO_2, NH_3
C. uracllium	Урацил	β-аланин, CO_2, NH_3

В результате ферментативного отщепления H_2O (кротоназа) образуется протонил-СоА, который восстанавливается под влиянием бутирил-СоА-дегидрогеназы до бутирил-СоА. СоА-трансфераза переносит СоА на ацетат, в результате чего образуется масляная кислота. Ацетил-СоА может восстанавливаться до этанола, как это было описано выше.

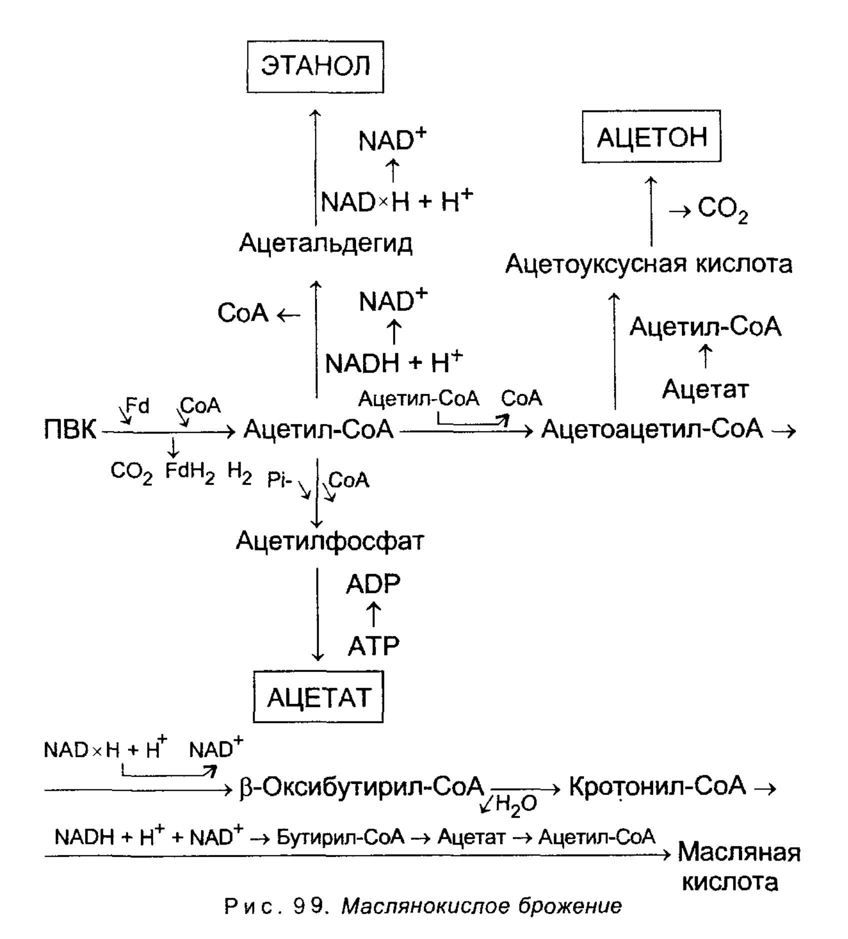


Рис. 99. *Маслянокислое брожение*

Как видно из табл. 20, некоторые клостридии, наряду с масляной кислотой, образуют спирты, ацетон. Эти микроорганизмы вначале образуют масляную кислоту, которая вызывает снижение pH среды, в результате чего микроорганизмы начинают синтезировать ферменты, осуществляющие превращение бутирил-CoA в бутиловый спирт и ацетоацетил-CoA в ацетон и далее в изопропанол. Эти вещества нейтрализуют среду.

Клостридии играют важную роль в разложении азотсодержащих животных и растительных остатков. Многие клостридии (C.tetani, C.botulinum, C.perfringens)

являются высокопатогенными возбудителями тяжелых болезней (столбняка, ботулизма, газовой гангрены). Клостридии широко используются в микробиологической промышленности.

Муравьинокислое брожение (брожение смешанного типа) осуществляют микроорганизмы семейства Enterobacteriaceae – грамотрицательные подвижные палочки, не образующие спор, факультативные анаэробы, способные как к брожению, так и к дыханию (кислородному). Данное семейство обитает в кишечнике. Различные роды (Salmonella, Shigella) играют важную роль в патологии и эпидемиологии, а кишечная палочка является, пожалуй, основным объектом генетических исследований. Все представители семейства сбраживают глюкозу, а некоторые и лактозу.

Кишечная палочка при сбраживании глюкозы образует муравьиную, янтарную, молочную и уксусную кислоты, этанол, H_2 и CO_2:

$$\text{ПВК} + \text{CoA} \longrightarrow \text{ацетил-CoA} +$$

$$+ \text{формиат} \longrightarrow H_2O + CO_2.$$

В результате восстановления ПВК образуется молочная кислота, как это было описано выше.

Этанол образуется в результате восстановления ацетил-СоА. Этот процесс описан также ранее. Янтарная кислота образуется при восстановлении фумаровой кислоты с участием мембранно-связанной фумаратредуктазы.

Фотосинтез

Есть все основания считать, что в процессе эволюции вначале возник H_2S-фотосинтез. Этот механизм используют и современные зеленые серные бактерии. Впоследствии возникли цианобактерии, которые приобрели способность использовать водород воды для восстановления CO_2. Именно благодаря деятельности

цианобактерий в атмосфере Земли появился кислород и стало возможным аэробное дыхание, что привело к качественным изменениям жизни на Земле.

Мы рассмотрели два типа получения энергии прокариотами: окислительное и субстратное фосфорилирование. Наряду с этим имеются две группы прокариот, которые способны, подобно зеленым растениям, использовать солнечный свет в качестве источника энергии. Это два класса аэробных (оксигенных) фототрофных бактерий (прохлорофиты и цианобактерии) и анаэробных (аноксигенных) фототрофных бактерий (пурпурные и зеленые бактерии). Прокариоты обеих групп способны связывать CO_2, имеют фотосинтетические пигменты, однако первые используют воду в качестве доноров водорода и выделяют кислород в процессе фотосинтеза, они обладают хлорофиллом *а*, фикобилинами и каротиноидами. Вторые используют в качестве доноров водорода органические вещества, H_2S, H_2 и не выделяют кислород при фотосинтезе. В эукариотических клетках фотосинтез осуществляется в хлоропластах, в прокариотических – в цитоплазматической мембране и ее производных. Фотосинтетический аппарат включает три основных структурных комплекса: светособирающий, трансформирующий и электронно-транспортный (табл. 21).

Цианобактерии широко распространены в природе. Они могут быть одноклеточными (хроококковые, плеврокапсовые) или многоклеточными, к ним относятся нитчатые без гетероцист, в которых имеются лишь вегетативные клетки; нитчатые с гетероцистами, делящиеся в одной плоскости; и нитчатые с гетероцистами, делящиеся в двух и более плоскостях.

Последние три группы цианобактерий – это не многоклеточные в обычном смысле организмы. Их клетки формируют цепочки – трихомы, внутри которых клетки делятся. Цианобактерии грамотрицательные, некоторые из них обладают капсулами и чехлами. И вегетативные формы, и особенно гетероцисты, богаты гранулами цианофицина. Ранее подробно описаны

Таблица 21

Фотосинтетический аппарат прокариот

Системы фотосинтетического аппарата	Цианобактерии	Пурпурные бактерии	Зеленые бактерии
Светособирающая система	Плазматическая мембрана, тилакоиды, фикобилисомы	Плазматическая мембрана и ее производные (тилакоиды, ламеллы, хроматофоры, тубулярные мембраны)	Плазматическая мембрана, хромосомы
Хлорофиллы	***а***	Бактериохлорофиллы ***а***, ***в***	Бактериохлорофилл ***а*** в сочетании с ***с*** или ***е***
Фикобилипротеиды	+	–	–
Каротиноиды	+	+	+
Фотохимические реакционные центры (преобразование энергии солнечного света в химическую)	Плазматическая мембрана, тилакоиды	Плазматическая мембрана и ее производные	Плазматическая мембрана
Хлорофиллы	***а***	Бактериохлорофиллы ***а***, ***в***	Бактериохлорофилл ***а***
Система транспорта электронов	Плазматическая мембрана, тилакоиды	Плазматическая мембрана и ее производные	Плазматическая мембрана

различные покоящиеся формы. Укажем, что у цианобактерий образуются гетероцисты, фиксирующие азот в аэробных условиях, и акинеты. При разрыве трихом возникают отдельные короткие цепочки гормогонии, с помощью которых цианобактерии размножаются. При множественном делении плеврокапсовых цианобактерий внутри материнской клетки образуется большое количество мелких беоцитов.

Прохлорофиты – одноклеточные неподвижные сферические грамотрицательные прокариоты, которые являются экзосимбионтами асцидий. В отличие от цианобактерий, тилакоиды прохлорофитов спаренные, у них отсутствуют фикобилисомы и фикобилипротеиды и имеется хлорофилл *в*.

Пурпурные бактерии отличаются большим разнообразием. Они грамотрицательные одноклеточные, полиморфные, их размеры колеблются в широких пределах (от 1 до 20 мкм), есть как подвижные, так и неподвижные, размножение одних происходит бинарным делением, других – почкованием. Среди пурпурных бактерий различают серные, имеющие включения серы в цитоплазме, и несерные, не содержащие таковых.

Зеленые бактерии обладают хлоросомами и не имеют тилакоидов. Среди них различают одноклеточные, грамотрицательные, неподвижные, анаэробные зеленые серобактерии, не использующие органические соединения в процессе фотосинтеза; и нитчатые грамотрицательные факультативные анаэробы, использующие органические соединения и неспособные к скольжению.

Фотосинтез подробно изучается в соответствующем разделе физиологии растений, поэтому мы опишем процесс схематично, обращая внимание на его особенности у микроорганизмов.

Светособирающая система состоит из пигментов (см. табл. 17). У цианобактерий они образуют полусферические фикобилисомы диаметром от 25 до 55 нм, прикрепленные посредством особого белка к мембранам тилакоидов. Фикобилисомы состоят из хлорофилла *а*,

фикобилипротеидов и каротиноидов. У пурпурных бактерий пигменты встроены в цитоплазматическую мембрану в виде пигментбелковых комплексов. Хлоросомы зеленых бактерий плотно примыкают изнутри к цитоплазматической мембране. Они состоят из бактериохлорофиллов *a, c, d* или *e* в виде упорядоченных палочек диаметром 5 – 10 нм, лежащих на слое бактериохлорофилла *a*, который и прилежит к мембране. Указанные структуры формируют антенные комплексы, которые собирают фотоны света и передают энергию хлорофиллу фотохимического реакционного центра. Хлорофилл реакционного центра, связанный с белком, является первичным донором электронов, который передает электрон первичному акцептору, в результате чего акцептор восстанавливается, а донор окисляется, и в молекуле хлорофилла возникает положительно заряженная «дырка», в которую тут же помещается электрон донора, транспортируемый по электронно-транспортной цепи. При этом энергия, возбужденная квантом света электрона, используется для образования сильного донора электрона (Б. Албертс и соавторы, 1987).

Энергия возбужденных электронов хлорофилла используется в электронно-транспортной цепи для синтеза АТР. Различают процессы нециклического фотофосфорилирования, в котором образуются АТР и NADPH, и циклического фотофосфорилирования, в котором образуется лишь АТР (Клейтон, 1984). Процесс нециклического фосфорилирования происходит у аэробных организмов. В фотосистеме II упомянутые «дырки» в хлорофилле *a* II реакционного центра заполняются четырьмя электронами, полученными из воды, на что расходуется четыре кванта света:

$$H_2O \rightarrow 4H^+ + 4e^- + O_2.$$

Электроны передаются по цепи переносчиков, локализованных в тилакоидной мембране. У цианобактерий первичный акцептор электронов – это пластохинон

(аналог убихинона внутренней мембраны митохондрий), медьсодержащий белок пластоциапин и железосодержащий белок ферредоксин. При прохождении электронов *по цепи комплекс* b_6–f *(аналог комплекса* b–c_1 внутренней митохондриальной мембраны) откачивает в тилакоидное пространство протоны, благодаря чему возникает электрохимический протонный градиент. При обратном перемещении протонов через ATP-синтетазу из тилакоидного пространства в строму, подобно тому как это происходит в митохондриях, синтезируется ATP. Пластоцианин передает электроны фотосистеме I, в которой электроны активируются двумя квантами света, в результате чего они восстанавливают NADP до NADPH под влиянием NADP-редуктазы. Акцептором электронов в фотосистеме I является ферредоксин. В реакционном центре фотосистемы I первичным донором электронов является хлорофилл a_1. Таким образом, энергия солнечного света переходит в энергию электрохимического *протонного* потенциала, который используется для синтеза ATP. Движущей силой протонного насоса является энергия солнечного света. И ATP и NADPH используются для биосинтеза.

Процесс циклического фосфорилирования происходит у анаэробных фототрофных бактерий. Напомним, что у пурпурных бактерий все три системы фотосинтетического аппарата локализуются в цитоплазматической мембране. В циклическом фотофосфорилировании (в отличие от нециклического) имеется лишь фотосистема I. Электроны от фотосистемы I, на которую попадают кванты света, переносятся на ферредоксин. Между ним и пластохиноном имеется шунт, замыкающий поток электронов, по которому электроны передаются на пластохинон, а от него на комплекс b_6–f, который откачивает протоны. От него электроны транспортируются на пластоцианин.

У аэробных фототрофов функционируют оба пути. При накоплении NADPH преобладает циклическое

фотофосфорилирование, при его недостатке ферредоксин передает электроны на NADPH, осуществляя нециклическое фотофосфорилирование. Итак, образование кислорода связано с наличием фотосистемы II.

В результате световых реакций фотосинтеза образуются ATP и NADPH, которые используются аэробными фототрофными микроорганизмами и зелеными растениями в цикле Кальвина – Бассама для фиксации CO_2 и образования органических веществ. При этом для скрывания одной молекулы CO_2 расходуются 3 молекулы ATP и две молекулы NADPH (Bassam, 1962).

CO_2 связывается с рибулозо-1,5-бифосфатом при участии фермента рибулозобифосфаткарбоксилазы, образовавшийся глицеральдегид-3-фосфат расходуется для синтеза сахаров, аминокислот и жирных кислот. Ряд промежуточных продуктов цикла используется для синтеза различных веществ: 3-фосфоглицерат – ПВК и ацетил-CoA; гексозофосфаты – аминокислот; рибозо-5-фосфат – нуклеотидов.

У анаэробных фототрофных бактерий существуют другие пути утилизации CO_2.

Хемосинтез

Раньше мы отмечали, что почти все органические вещества, синтезируемые живыми организмами, образуются в результате утилизации энергии солнца или других источников света (например, электрического) фотосинтезирующими организмами. Теперь настало время выяснить, что кроется за этим «почти». Наряду с фотосинтезирующими автотрофами, вполне благополучно существуют автотрофы, которые при связывании углекислого газа и синтезе органических веществ используют не лучистую энергию, а энергию, полученную в результате окисления неорганических соединений. Такие организмы, которые способны без освещения расти на минеральных субстратах,

называют *хемосинтезирующими*. Их сравнительно немного, и все они являются прокариотами. Особенности жизнедеятельности хемоавтотрофов сами по себе чрезвычайно интересны, кроме того, в течение истории Земли они оказали весьма существенное воздействие на течение геохимических процессов. В зависимости от используемых субстратов хемосинтезирующие организмы подразделяют на: *нитрифицирующие бактерии*, *железобактерии*, *водородные бактерии*, *серобактерии* и *бактерии, окисляющие сурьму*.

Нитрифицирующие бактерии впервые выделил **С.Н. Виноградский** (1890 – 1892). Все они являются облигатными аэробами, по Граму окрашиваются отрицательно. Функционально их делят на две группы.

Первая из них окисляет аммоний до азотистой кислоты:

$$NH_{4^+} + \frac{3}{2}O_2 \rightarrow NO_{2^-} + H_2O + 2H^+, \Delta F = -27{,}6 \times 10^4 \text{ Дж.}$$

Вторая – азотистую кислоту до азотной:

$$NO_{2^-} + \frac{1}{2}O_2 \rightarrow NO_{3^-}, \Delta F = -7{,}6 \cdot 10^4 \text{ Дж.}$$

При окислении аммония вначале образуется гидроксиламин (NH_2OH), при этом не происходит образования энергосодержащих веществ, однако во всех последующих реакциях синтезируется АТР. Перенос возбужденного электрона, по-видимому, осуществляется по следующей цепи переносчиков:

NH_2OH → флавопротеид → цитохром *b* (убихинон) → → цитохром *c* → цитохром *a* → O_2.

Необходимый для синтеза органических соединений водород нитрифицирующие бактерии получают, восстанавливая NAD до NADH. На эти цели затрачивается энергия АТР или трансмембранного потенциала (рис. 100). Источником углерода служит CO_2, который связывается в процессе цикла Кальвина. Энергетическая

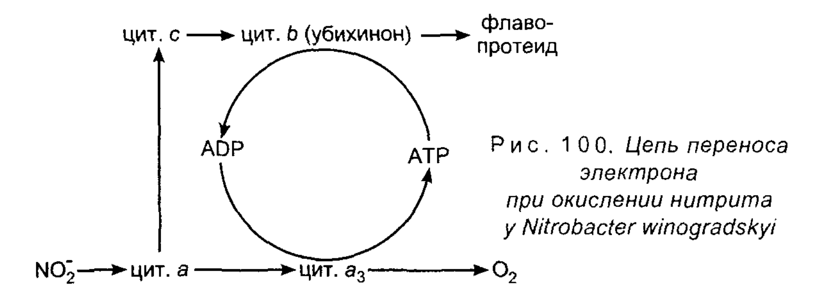


Рис. 100. *Цепь переноса электрона при окислении нитрита у Nitrobacter winogradskyi*

эффективность этих процессов достаточно велика, и согласно расчетам, утилизация свободной энергии может превышать 50%.

Нитрифицирующие бактерии отличаются низкой способностью усваивать экзогенные органические вещества. Более того, многие органические вещества (глюкоза, глицерин, мочевина и др.) даже сдерживают рост таких бактерий.

Нитрифицирующие бактерии широко распространены в различных водоемах и в почве. Они активно участвуют в круговороте азота. В природе, обогащая почву нитратами, которые легко усваиваются корневыми системами растений, нитрифицирующие бактерии способствуют повышению плодородия почвы. Однако, кроме несомненной пользы, их деятельность приводит к повышению кислотности почв. В результате денитрификации нитрат-ионы восстанавливаются до молекулярного азота, что приводит уже к обеднению почвы доступными для растений соединениями азота.

Железобактерии получают энергию в результате окисления двухвалентного железа до трехвалентного. Прямо или косвенно железо могут окислять не только автотрофные прокариоты, но и некоторые гетеротрофы. Кроме того, некоторые серобактерии, наряду с серой, способны также окислять закисное железо. Результатом их деятельности по преобразованию соединений железа в течение миллионов лет явились колоссальные отложения железных руд.

Химическое преобразование субстрата железобактериями происходит следующим образом:

$$4Fe^{2+} + 4H^{2+} + 6SO_4^{2-} + O_2 \rightarrow 2Fe_2(SO_4)_3 + 2H_2O,$$
$$\Delta F = -46{,}2 \times 10^3 \text{ Дж}.$$

Цепь переносчиков электрона:

$$Fe^{2+} \rightarrow [Fe^{2+} - \text{фосфат}] \rightarrow \text{убихинон} \rightarrow \text{цитохром } c \rightarrow$$
$$\rightarrow \text{цитохром } a \rightarrow O_2.$$

Водородные бактерии окисляют молекулярный водород. К *этой группе относятся строгие* и факультативные анаэробы, а также облигатные аэробы. Анаэробами являются некоторые фотосинтезирующие бактерии, которые используют H_2 как источник водорода, однако они нуждаются в солнечной энергии для синтеза органических веществ, поэтому к хемотрофам не принадлежат. Другие бактерии (десульфатирующие) из молекулярного водорода получают энергию, необходимую для связывания углекислого газа, но, кроме того, они нуждаются в готовых органических веществах и поэтому являются гетеротрофами. Наконец существует группа действительно автотрофных аэробных бактерий, использующих в качестве источника энергии H_2. Поскольку они, наряду с водородом, используют еще и молекулярный кислород, их называют бактериями гремучего газа. Окисление H_2 управляется гидрогеназой и суммарно отвечает следующему уравнению:

$$6H_2 + 2O_2 + CO_2 \rightarrow [CH_2O] + 5H_2O,$$

где $[CH_2O]$ – синтезируемое органическое вещество.

Энергетическая эффективность водородных бактерий достигает 30%. У разных видов водородных бактерий цепь переносчиков электронов может варьировать. В наиболее типичном случае она выглядит следующим образом:

$$H_2 \rightarrow NAD \rightarrow \text{флавопротеиды} \rightarrow \text{цитохром } b \rightarrow$$
$$\rightarrow \text{цитохром } c \rightarrow \text{цитохром } a + a_3 \rightarrow O_2.$$

Фиксация CO_2 также осуществляется в ходе реакций цикла Кальвина и на фосфоенолпирувате, источником которого служит фосфоглицерат. Источником углерода для водородных бактерий, кроме CO_2, также могут служить некоторые органические вещества (глюкоза, глюконат, ацетат, пируват и др.). При наличии готовых органических веществ в окружающей среде водородные бактерии могут перейти на гетеротрофный тип питания, при этом их способность окислять H_2 и связывать CO_2 снижается. Причиной тому служит подавление синтеза компонентов водородактивирующей системы гидрогеназы и некоторых ферментов цикла Кальвина.

Серобактерии встречаются в пресных и соленых водоемах, содержащих сероводород. Они бесцветны и морфологически подразделяются на три группы: нитчатые, одноклеточные с мелкими клетками и одноклеточные с крупными клетками. Многие серобактерии демонстрируют заметное сходство с цианобактериями, за что некоторые исследователи рассматривают их как бесцветные формы цианобактерий.

В отличие от фототрофных бактерий, использующих сероводород в качестве источника водорода и получающих энергию от света, серобактерии, окисляя различные соединения серы, восстанавливают ее до молекулярного состояния, а выделяющуюся при этом энергию используют для ассимиляции углекислого газа. Суммарно реакции окисления субстрата идут следующим образом.

При окислении сероводорода:

$$H_2S + \frac{1}{2}O_2 \rightarrow H_2O + S^0,\ \Delta F = -17{,}2 \times 10^4 Дж.$$

При окислении серы и тиосульфата в присутствии кислорода:

$$S^0 + \frac{1}{2}O_2 + H_2O \rightarrow H_2SO_4,\ \Delta F = -49{,}8 \times 10^4 Дж.$$

$$S_2O_3^- + 2O_2 + H_2O \rightarrow 2SO_4^{2-} + 2H^+,\ \Delta F = -88{,}6 \times 10^4 Дж.$$

При окислении серы и тиосульфата без кислорода с использованием нитратов:

$$5S + 6KNO_3 + 4NaHCO_3 \rightarrow$$
$$\rightarrow 2Na_2SO_4 + K_2SO_4 + 2CO_2 + 3N_2,$$

$$5Na_2S_2O_3 + 8KNO_3 + 2NaHCO_3 \rightarrow$$
$$\rightarrow 6Na_2SO_4 + 4K_2SO_4 + 4N_2 + CO_2 + H_2O,$$
$$\Delta F = -75{,}2 \times 10^4 \text{Дж}.$$

Транспорт электронов по цепи переносчиков у разных видов может иметь особенности и зависит от окисляемого субстрата (рис. 101). Источником углерода у серобактерий служит углекислый газ, который они в основном связывают в процессе реакций цикла Кальвина (как и большинство других хемоавтотрофов).

Функциональная деятельность серобактерий очень разнообразна. Особенности проявляются в специфике окисляемого субстрата, кроме того, некоторые виды могут окислять не только соединения серы, но и другие неорганические вещества, в частности закисное железо. Полученная при этом энергия также используется для автотрофного питания. Способность разных видов усваивать экзогенные органические вещества неодинакова.

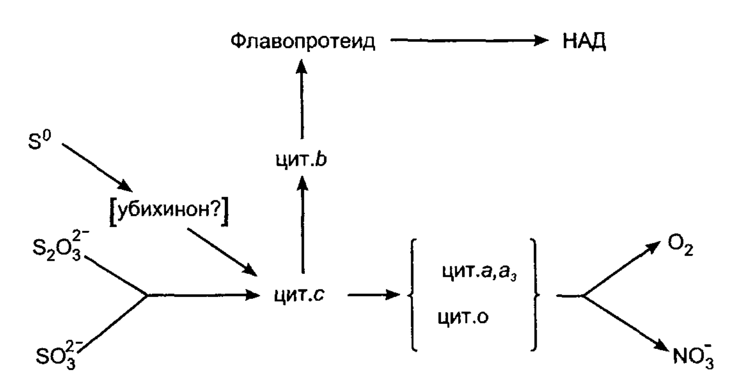


Рис. 101. *Пути переноса электронов у тионовых бактерий при окислении разных соединений серы*

РОСТ И РАЗМНОЖЕНИЕ МИКРООРГАНИЗМОВ

Рост представляет собой увеличение количества химических компонентов микробной клетки. Рост микробов обычно сопровождается увеличением размеров клеток и размножением, то есть увеличением числа клеток.

Для характеристики роста микроорганизмов используется понятие *бактериальной массы*, которое выражается плотностью бактерий (сухая масса на 1 мл). Размножение микробов описывается числом бактерий, отражающим концентрацию клеток в 1 мл. Следует отметить, что строгой пропорциональности между увеличением числа бактерий и бактериальной массы нет. Это объясняется тем, что в популяции бактерий не все клетки являются жизнеспособными – часть из них мертвые, некоторые находятся на разных этапах деструкции. Участвуя в создании бактериальной массы, такие клетки не участвуют в дальнейшем размножении бактерий.

Число бактерий подразделяется на общее число и число живых или жизнеспособных бактерий. В общее число бактерий включаются все клетки: живые, мертвые, поврежденные. Определение общего числа бактерий проводится путем прямого подсчета в счетных камерах при микроскопировании либо с помощью специальных электронных счетчиков (Каултера). Число живых бактерий выявляется по числу колоний, выросших на чашках с плотной питательной средой после засева различных разведений культуры.

Бактериальная масса может быть представлена сырой массой, полученной после осаждения бактерий из суспензии центрифугированием, или сухой массой, полученной после высушивания концентрированной суспензии бактерий. Бактериальная масса может быть определена прямым путем – взвешиванием полученной массы, а также по общему азоту, белку, углероду или аминокислотам. На практике чаще используют

косвенные методы определения бактериальной массы: стандарты мутности, с которыми сравнивают полученную суспензию, или оптические методы исследования (спектрофотометрию, нефелометрию).

Размножение бактерий происходит путем прямого деления. При этом образуется перетяжка или начинается врастание цитоплазматической мембраны внутрь, *перпендикулярно продольной* оси клетки с образованием диска – клеточной пластины. Эта пластина иногда может быть неполной и имеет отверстие, в центре которой соединяет обе сестринские клетки. В дальнейшем в клеточную пластину врастает боковая стенка, которая образует поперечную перегородку, делящую клеточную пластину на две части, каждая из которых отходит к одной из образовавшихся клеток. Центральное отверстие, не разделенное поперечной перегородкой или пластиной, получило название *плазмодесмоса*. Плазмодесмос играет роль в соединении клеток некоторых бактерий в длинные цепочки или группы. Помимо отмеченного, процесс деления бактериальных клеток может происходить путем перешнуровывания.

Число бактериальных клеток в процессе размножения увеличивается в геометрической прогрессии.

Если принять исходное число клеток за N_0, то через время t после n клеточных делений число клеток будет равно:

$$N = N_0 \times 2^n.$$

В результате логарифмирования получаем:

$$\lg N = \lg N_0 + \frac{n}{\lg 2} \text{ и } n = \frac{(\lg N - \lg N_0)}{\lg N}.$$

Время генерации бактерий, *то есть время одного* деления, составляет

$$g = {}^{t}/_{n}.$$

Следовательно, $g = {}^{(t \times \lg 2)}/_{(\lg N - \lg N_0)}$.

Таким образом, для того чтобы рассчитать время генерации бактерий, следует определить число бактерий исходное и после инкубации в течение времени t. Для большинства бактерий время генерации составляет 20 – 30 минут.

В оптимальных условиях, к которым бактерии хорошо адаптированы, они находятся в состоянии сбалансированного роста, когда клетки сохраняют постоянный химический состав. В этом случае развитие бактерий подчиняется химической реакции первого порядка, когда скорость прироста вещества клеток пропорциональна числу или массе клеток. Коэффициент пропорциональности m представляет собой удельную скорость роста. Рост бактериальной культуры может быть описан уравнением $dN/dt = \mu N$, где N – число клеток в 1 мл (масса клеток или количество любого компонента клетки), а t – время. После интегрирования и перевода в десятичные логарифмы получаем

$$\mu = (\lg N - \lg N_0) \times 2{,}3/(t - t_0).$$

Например, число клеток при t_0 равно 10^5/мл, через 4 часа – 10^8/мл.

$$\mu = (8 - 5 \times 2{,}3)/4 = 1{,}7 \text{ час}^{-1}.$$

По величинам μ и g можно судить о скорости роста культуры. Указанные значения связаны между собой, так как g можно рассматривать как $t - t_0$ в случае удвоения числа бактерий, то есть

$$N = 2N_0.$$

Тогда $\mu = 0{,}693/g$.

Рост и размножение бактерий проявляются по-разному в зависимости от условий культивирования. На плотных питательных средах проявлением роста и размножения бактерий является появление колоний, представляющих собой визуально различимые скопления бактериальных клеток. Колонии характеризуются набором определенных признаков, на основании которых

можно идентифицировать чистые культуры бактерий. К этим признакам относятся: размеры (крупные, средние, мелкие, микроскопические); форма (круглые, распластанные и др.); окраска, зависящая от образования бактериями пигментов; поверхность (выпуклая, плоская, матовая, блестящая и др.); характер краев (ровный, шероховатый и др.); консистенция (однородная, пастообразная, слизистая и др.); прозрачность (прозрачные, мутные).

У бактерий выявлены несколько типов колоний. Гладкий тип (S-тип) – колонии имеют правильную круглую форму с ровными краями, при росте в жидких питательных средах дают равномерное помутнение. Шероховатый тип (R-тип) – колонии неправильной формы, с изрезанными краями, обычно имеют шероховатую поверхность, в жидких питательных средах растут придонно, могут образовывать на поверхности среды пленку. Слизистый тип (М-тип) – колонии слизистой консистенции. Карликовый тип – очень мелкие колонии, которые образуются обычно в неблагоприятных условиях или встречаются у ауксотрофных мутантов.

В жидкой питательной среде рост и размножение бактерий проявляются в помутнении среды, интенсивность которого коррелирует с количеством бактерий.

При культивировании в жидких питательных средах факторами, ограничивающими размножение бактерий, являются исчерпание питательных веществ в среде, а также накопление в ней продуктов жизнедеятельности бактерий. Если снять влияние этих факторов, то бактерии могут размножаться непрерывно. Исходя из этого, культивирование бактерий в жидких питательных средах может быть периодическим и непрерывным.

При периодическом культивировании у бактерий наблюдается последовательная смена фаз роста, которую отражает кривая роста (рис. 102).

Процесс роста начинается с *фазы задержки роста*, или *лаг-фазы*. В этот период происходит интенсивная метаболическая активность бактерий, результатом

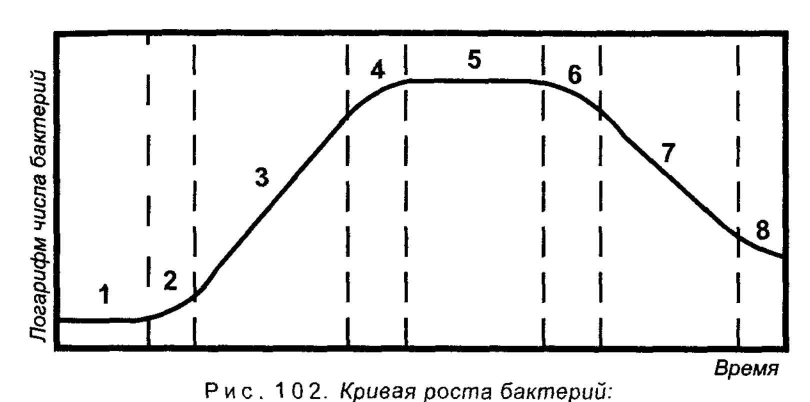


Рис. 102. *Кривая роста бактерий:*
1 – лаг-фаза; 2 – фаза ускоренного размножения; 3 – логарифмическая фаза; 4 – фаза отрицательного ускорения роста; 5 – стационарная фаза; 6 – фаза ускоренной гибели; 7 – фаза логарифмической гибели; 8 – фаза уменьшения скорости отмирания

которой является подготовка клетки к быстрому размножению. Фаза начинается с момента внесения бактерий в среду. Продолжительность ее зависит от возраста засеянной культуры (она более длительная при внесении старой культуры), состава среды, температуры и других моментов. В некоторых случаях у бактерий наблюдается двухфазная лаг-фаза. Так, E. coli при выращивании на среде, содержащей глюкозу и сорбит, используют вначале глюкозу, а синтез ферментов для усвоения сорбита подавляется. Лишь после израсходования глюкозы эти ферменты начинают функционировать. Описанное явление получило название диауксии.

Во второй фазе – *ускоренного размножения* – начинается размножение бактерий. Эта фаза сравнительно короткая и переходит в следующую фазу – логарифмическую, или экспоненциальную. В течение этой фазы бактерии характеризуются наиболее высокой физиологической активностью, они весьма устойчивы к воздействию факторов внешней среды и обладают высокой иммуногенностью. Для *логарифмической фазы* свойственно максимальное увеличение скорости роста бактериальных клеток. Бактерии размножаются в геометрической прогрессии, и кривая роста в этой фазе

представляет собой экспоненту. Продолжительность данной фазы у большинства бактерий составляет 3 – 5 часов.

Логарифмическая фаза завершается *фазой отрицательного ускорения роста*, когда скорость размножения бактерий замедляется и в культуре начинают накапливаться отмирающие особи. Когда количество вновь образующихся и отмирающих клеток становится практически одинаковым, наступает *стационарная фаза роста*, или *фаза максимальной концентрации* (М-концентрации). В этой фазе бактерии отличаются активной жизнедеятельностью, для них характерен выраженный полиморфизм. Количество биомассы в стационарной фазе представляет собой урожай бактерий.

К концу стационарной фазы количество отмирающих клеток начинает превышать число вновь образующихся, и начинается период отмирания бактерий.

Он включает *фазу ускоренной гибели, фазу логарифмической гибели* и *фазу уменьшения скорости отмирания*. В это время в культуре появляется множество инволюционных форм, клетки плохо окрашиваются, содержат меньше воды, РНК. Количество бактериальных клеток в культуре в конце периода роста несколько превышает исходное число бактерий. Продолжительность такого цикла для большинства бактерий составляет 18 – 24 часа.

Популяция бактерий состоит из множества отдельных клеток, каждая из которых имеет свою кривую роста. Следовательно, кривая роста бактериальной культуры представляет собой сумму таких кривых отдельных клеток. Культуры, в которых все клетки находятся в одинаковых фазах роста, получили название *синхронных*.

Для получения таких культур прибегают к воздействию на популяцию бактерий различных факторов, задерживающих клеточное деление. За время действия такого фактора клетки популяции растут и достигают соответствующих для деления размеров. После снятия воздействия фактора все клетки одновременно делятся,

однако синхронность быстро теряется. Эффективным способом создания синхронности является фильтрование суспензии через бактериальные фильтры, которые задерживают клетки, достигшие определенных размеров. Затем фильтры промывают свежей средой, благодаря чему смывают клетки, находящиеся в одинаковой стадии роста. После нескольких синхронных делений культура вновь становится асинхронной.

Рассмотренные выше периодические культуры представляют собой замкнутую систему. В таких культурах размножение бактерий происходит в течение сравнительно ограниченного времени, что зависит от воздействия лимитирующих факторов. При снятии действия таких факторов бактерии могут непрерывно продолжать свой рост и размножение, находясь длительно в логарифмической фазе роста. Такое непрерывное культивирование бактерий достигается при использовании специальных аппаратов – хемостата и турбидостата.

Эти аппараты представлены сосудом – культиватором, в который может поступать свежая питательная среда и из которого можно удалять культуральную жидкость. Рост бактерий в хемостате регулируется концентрацией субстратов в среде. В турбидостате рост бактерий контролируется изменением оптической плотности бактерий. Непрерывные культуры могут рассматриваться как открытые системы, которые доступны для автоматического регулирования.

На рост бактерий существенное влияние оказывают факторы внешней среды, особенно физической и химической природы.

К физическим факторам *относятся* температура, излучения, высушивание, давление, ультразвук и другие.

Температура. Жизнедеятельность микроорганизмов приспособлена к окружающим температурным условиям, отклонение от которых может оказывать существенное влияние на микроорганизмы. Микроорганизмы способны развиваться в широком диапазоне температур – от низких (около 0° С и даже ниже)

до высоких (60 – 80° С и иногда выше). Для микроорганизмов выделяют три температурные границы: оптимальную температуру, наиболее благоприятную для их развития; минимальную – самую низкую, при которой развиваются микроорганизмы; максимальную – самую высокую, при которой еще возможна жизнедеятельность микроорганизмов. В зависимости от температуры можно выделить три группы микроорганизмов: *психрофильные*, *мезофильные* и *термофильные*.

Психрофильные микробы включают холодолюбивые микроорганизмы (*греч.* psichros – холод). Оптимальной температурой для них является 15 – 20° С, минимальной – 0 – 4° С, максимальной – 30 – 35° С. Психрофилы обитают в водоемах, могут развиваться в холодильных установках.

Мезофильные микроорганизмы развиваются в диапазоне температур 20 – 40° С. Оптимальными для них являются 35 – 37° С, минимальными – 15 – 20° С, максимальными – 42 – 45° С. К этим микроорганизмам относится большинство микробов, в том числе патогенные.

Термофильные микробы развиваются при повышенных температурах: оптимальная температура для них 50 – 60° С, минимальная – 35 – 40° С, максимальная может доходить до 70 – 80° С, а в отдельных случаях – до 100° С. Эти микроорганизмы обитают в горячих источниках, минеральных водах, грязях, навозе.

Наконец промежуточное положение между термофильными и мезофильными микроорганизмами занимают термотолерантные микробы, развивающиеся при температуре 50° С.

При снижении температуры жизнедеятельность микробов практически не меняется. Многие микроорганизмы способны сохранять жизнеспособность при очень низких температурах в течение длительного времени.

Наоборот, переход к более высоким температурам оказывает губительное действие на микроорганизмы, что лежит в основе методов стерилизации, или обеспложивания, то есть полного уничтожения всех микроорганизмов.

Стерилизация осуществляется различными способами.

1. Простейшим способом стерилизации является стерилизация огнем (обжигание, прокаливание), которая осуществляется в пламени горелки. Таким способом стерилизуют бактериологические петли, мелкие инструменты, предметные стекла. При загрязнении инструментов микроорганизмами их погружают в спирт, а затем обжигают.

2. Стерилизация кипячением проводится в течение 40 минут и более. Таким путем стерилизуют металлические инструменты, шприцы, иглы. Для повышения температуры кипения воды добавляют 1 – 2% соды.

3. Стерилизация сухим жаром осуществляется в специальных сушильных шкафах (печах Пастера) при температуре 160 – 170° С. Продолжительность стерилизации должна быть не менее часа. Сухим жаром стерилизуют стеклянную посуду.

4. Стерилизация текучим паром проводится в специальных аппаратах Коха либо в автоклавах. Текучим паром стерилизуют питательные среды, содержащие вещества, разрушающиеся при высокой температуре (например, углеводы). Так как при такой стерилизации не разрушаются споры, прогревание проводят повторно в течение 30 – 60 минут (обычно 3 дня подряд – дробная стерилизация). При первой обработке погибают вегетативные клетки, а споры сохраняются. На следующий день споры прорастают в вегетативные клетки, которые уничтожаются повторным прогреванием, а при третьем прогревании достигается полная стерилизация.

В тех случаях, когда стерилизуемый материал разрушается при высокой температуре (например, сыворотка, асцитическая жидкость), прибегают к тиндализации, названной по имени английского физика Тиндаля. Метод основан на том же принципе, что и дробная стерилизация, но прогревание проводится при температуре 56 – 58° С, при которой еще не происходит свертывание белков, а вегетативные клетки погибают.

В быту и пищевой промышленности широко используют пастеризацию, состоящую из 30-минутного прогревания при температуре 65 – 70° С или в течение 15 – 60 секунд при температуре 71 – 72° С. При этом погибают вегетативные клетки, а споры сохраняются. Чтобы предотвратить прорастание спор, пастеризованная жидкость хранится при низких температурах.

5. Стерилизация паром под давлением (автоклавирование). Наиболее распространенный способ стерилизации, позволяющий обрабатывать питательные среды, посуду, перевязочный материал и т. д. Повышенное давление дает возможность повысить температуру пара: *при давлении 0,5 атм она составляет* 112° С, *при давлении* 1 атм – 120° С, 1,5 атм – 127° С, 2 атм – 134° С. Продолжительность стерилизации составляет 20 – 30 минут. При автоклавировании достигается гибель не только вегетативных форм, но и спор.

Помимо указанных способов, стерилизацию можно осуществлять так называемыми холодными способами – фильтрованием через бактериальные фильтры и облучением.

Излучения. Лучистая энергия оказывает серьезное влияние на микроорганизмы. Солнечный свет способствует жизнедеятельности группы фототрофных микробов, у которых биохимические реакции происходят под влиянием солнечной энергии. Большинство микроорганизмов являются фотофобными, то есть боящимися света. Прямой солнечный свет губительно действует на микробы, о чем свидетельствует опыт Бухнера. Он состоит в том, что на чашку с агаром засевается бактериальная культура, на дно чашки накладываются кусочки темной бумаги и чашка освещается прямым солнечным светом в течение 1 – 2 часов со стороны дна, после чего инкубируется. Рост бактерий отмечается только в местах, соответствующих кусочкам бумаги. Губительное действие солнечного света связано, в первую очередь, с воздействием ультрафиолетового излучения с длиной волны 234 – 300 нм, которое поглощается ДНК и вызывает димеризацию тимина. Такое действие

ультрафиолетовых лучей используется для обезвреживания воздуха в различных помещениях, больницах, операционных, палатах и т. д.

Ионизирующая радиация также губительно действует на микроорганизмы, однако микробы высоко устойчивы к этому фактору, обладают радиоустойчивостью (их гибель происходит при облучении в дозах 10 000 – 100 000 Р). Это связывают с малыми размерами мишени из-за низкого содержания нуклеиновых кислот у микроорганизмов. Ионизирующая радиация используется для стерилизации некоторых биологически активных веществ, пищевых продуктов. Преимуществом этого способа является то, что при такой обработке не изменяются свойства обрабатываемого объекта.

Высушивание является одним из факторов, регулирующих содержание микроорганизмов во внешней среде. Отношение микробов к этому воздействию зависит во многом от условий, в которых оно происходит. В естественных условиях высушивание губительно действует на вегетативные формы бактерий, но практически не влияет на споры, которые могут сохраняться в высушенном состоянии десятилетиями. В процессе высушивания вегетативные клетки теряют свободную воду и происходит денатурация белков цитоплазмы. Однако многие бактерии, особенно патогенные, могут хорошо сохраняться в высушенном состоянии, находясь в патологическом материале, например в мокроте, которая образует вокруг клеток бактерий нечто подобное футляру.

При высушивании из замороженного состояния в вакууме микроорганизмы хорошо сохраняют свою жизнеспособность, что связывают с переходом в состояние анабиоза. Такой метод лиофильной сушки широко используется для сохранения музейных культур микроорганизмов.

Давление. Микроорганизмы устойчивы к высокому атмосферному давлению, благодаря чему они способны существовать и развиваться на больших глубинах – до 10 000 м. Микроорганизмы хорошо переносят высокое гидростатическое давление – до 5 000 атм.

Ультразвук. При обработке микроорганизмов ультразвуком наблюдается гибель клеток вследствие их дезинтеграции. Полагают, что при действии ультразвука в клетке образуются кавитационные полости, в которых создается высокое давление, что ведет к разрушению структур клетки.

Химические вещества оказывают на микробную клетку различное воздействие. Одни из них (как например, ростовые факторы) могут стимулировать развитие микроорганизмов, другие подавляют их жизнедеятельность, а третьи не оказывают никакого влияния на микробы. Помимо этого, микроорганизмы не одинаковы по чувствительности к тем или иным химическим веществам.

Многие химические соединения обладают антимикробным действием, причем это действие проявляется двояко. Химические вещества могут убивать микробные клетки, оказывая бактерицидное действие, либо останавливать их размножение – бактериостатическое действие. Характер действия химических агентов на микроорганизмы зависит от дозы вещества (концентрации) и времени воздействия (экспозиции). Но встречаются и исключения. Так, 90%-ный раствор карболовой кислоты оказывает более слабое воздействие, чем 4 – 5%-ный растворы.

Антимикробным действием обладают различные группы химических веществ: галоиды (хлор, бром, йод), соли тяжелых металлов (ртути, серебра, меди, серы), кислоты (салициловая, борная), щелочи (аммиак, бура), окислители (перекись водорода, перманганат калия), спирты (этиловый), фенолы, красители (бриллиантовый зеленый и другие), производные нитрофурана (фурацилин, фурагин), детергенты и т. д.

Механизм действия химических веществ на микробную клетку различен.

1. Повышение проницаемости клеточных мембран, в первую очередь, цитоплазматической мембраны. Таким действием обладают поверхностно-активные вещества (детергенты), которые снижают поверхностное

натяжение и нарушают проницаемость цитоплазматической мембраны. Таким действием обладают также соли серебра.

2. Денатурация белков клетки, осуществляемая солями тяжелых металлов, галоидами и другими.

3. Окисление метаболитов или ферментов, осуществляемое производными хлора, йода, перекисью водорода, перманганатом калия, цианидами и другими веществами.

4. Блокирование биохимических реакций красителями, формалином, малонатом, в том числе блокирование синтеза белка некоторыми антибиотиками, блокирование синтеза ДНК митомицином С и т. д.

5. Растворение липопротеидных структур.

Многие химические вещества используются для уничтожения патогенных микробов на различных объектах внешней среды – для дезинфекции. Некоторые химические вещества обладают широким спектром антимикробного действия, вследствие чего могут использоваться для стерилизации пищевых продуктов, лекарственных препаратов, приборов. Таким эффектом обладает окись этилена, которая действует в присутствии воды. Ее применяют в смеси с азотом или углекислым газом в концентрации 2 – 50%. Для стерилизации напитков используется диэтилпирокарбонат в концентрации 0,003 – 0,02%.

➲ Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Какие процессы составляют обмен веществ бактерий?
2. На какие группы делятся бактерии по типу питания?
3. Как происходит фиксация азота?
4. Опишите фотосинтез прокариот.
5. Какие особенности дыхания прокариот вы знаете?
6. Что такое брожение? Какие типы брожения вы знаете?
7. Что такое хемосинтез?
8. Какие фазы роста бактерий вы знаете?

ВИРУСЫ

Вирусы представляют собой неклеточную форму жизни. Они неспособны к самостоятельному размножению и обмену веществ, поэтому для реализаций этих функций вирусам необходима клетка-хозяин. По этой причине до сих пор не утихают споры – считать ли вирусы организмами. Вирусы были обнаружены двадцативосьмилетним русским ученым **Д.И. Ивановским** в 1892 г. К тому времени микробиология уже достигла немалых успехов, что позволило обнаружить возбудителей большинства инфекционных заболеваний. Все они были микроорганизмами, имели клеточное строение, и основным орудием их обнаружения был световой микроскоп. Однако оставалась совершенно неясной природа многих болезней: гриппа, кори, оспы и др. Самое тщательное исследование под микроскопом не давало никаких результатов, обнаруживались только клетки, присущие тканям пораженного организма, но не было никаких посторонних. Все это ставило микробиологов в тупик. Возникло даже предположение, что некоторые инфекционные болезни могут вызываться особыми веществами.

Как это нередко случается в науке, то, что оказалось не под силу маститым ученым, удалось молодому исследователю. Д.И. Ивановский начал изучать причины, вызывающие заболевание табака, при котором на листьях последнего появлялась мозаика, еще будучи студентом Петербургского университета (1887). В дальнейшем (будучи уже сотрудником кафедры физиологии растений того же университета) он продолжил свои опыты, которые, как и полагается всему гениальному, были на удивление простыми. Он пропускал сок пораженных листьев через бактериальные фильтры, заполненные мелкопористым фарфором. Полученную в результате фильтрации прозрачную жидкость Ивановский втирал в здоровые листья табака, на которые он предварительно наносил легкие царапины. Примерно через

неделю на здоровых до этого листьях четко проявлялись признаки мозаичной болезни. Ивановский повторял этот опыт множество раз и неизменно получал один и тот же результат.

Поскольку причиной заболевания не могли быть клеточные организмы (все они неминуемо задерживались бактериальным фильтром), создалось впечатление, что нашла свое подтверждение гипотеза о «вещественном» происхождении заболевания. Это дало основание **М. Бейеринку** назвать возбудителей таких заболеваний *вирусами* (или *фильтрующимися вирусами*, поскольку они минуют фильтры), что в переводе с латинского означает «яды». К чести самого Д. И. Ивановского, он не считал вирусы веществами, а полагал, что они представляют собой отдельные частицы очень малого размера. Так было положено начало новой науки – *вирусологии*.

Вскоре после блестящего открытия Д.И. Ивановского ученые, вооруженные его методом, стали активно обнаруживать новые вирусы, поражающие человека, животных, растения, грибы и бактерии. Биохимическими методами было выяснено, что вирусы представляют собой нуклеопротеиды, однако до открытия в тридцатых годах XX в. электронного микроскопа действительная природа вирусов была неизвестна. Электронная микроскопия убедительно доказала, что на самом деле вирусы вполне дискретны и представляют собой субмикроскопические частицы величиной от 20 до 350 нм. Следовательно, они примерно в 50 раз мельче бактерий (разве что микоплазмы могут иметь сопоставимые размеры). Это объясняет неудачи ранних исследователей в своих попытках обнаружить вирусы в световом микроскопе (напоминаем, что в нем можно различить структуры, имеющие размеры не меньше половины средней длины световой волны – 0,2 мкм), в результате чего они ошибочно были отнесены к растворимым веществам. Однако сам термин «вирус» прочно укоренился в науке.

Строение вирусов. Как мы уже говорили, вирусы не имеют клеточного строения. Каждая вирусная частица устроена очень просто – она состоит из расположенного в центре носителя генетической информации и оболочки. Генетический материал представляет собой короткую молекулу нуклеиновой кислоты, это образует *сердцевину* вируса. Нуклеиновая кислота у разных вирусов может быть представлена ДНК или РНК, причем эти молекулы могут иметь необычное строение: встречается однонитчатая ДНК и двухнитчатая РНК. Оболочка называется *капсид*. Она образована субъединицами – *капсомерами*, каждый из которых состоит из одной или двух белковых молекул. Число капсомеров для каждого вируса строго постоянно (например, в капсиде вируса полиомиелита их 60 – не больше и не меньше, а у вируса табачной мозаики – 2130, причем не 2129 и не 2131). Иногда нуклеиновая кислота вместе с капсидом называется *нуклеокапсидом*. Если вирусная частица, кроме капсида, больше не имеет оболочки, ее называют *простым* вирусом, если имеется еще одна – наружная, вирус называется *сложным*. Наружную оболочку также называют *суперкапсидом*, генетически она не принадлежит вирусу, а происходит из плазматической мембраны клетки-хозяина и формируется при выходе собранной вирусной частицы из инфицированной клетки (рис. 103). Таким образом, вирусная частица состоит только из двух классов биополимеров: нуклеиновых кислот и белков, тогда как в любой клетке в обязательном порядке должны присутствовать еще полисахариды и липиды.

У каждого вируса капсомеры капсида располагаются в строго определенном порядке, благодаря чему возникает определенный тип симметрии. При *спиральной симметрии* капсид приобретает трубчатую (вирус табачной мозаики) или сферическую (РНК-содержащие вирусы животных) форму. При *кубической симметрии* капсид имеет форму икосаэдра

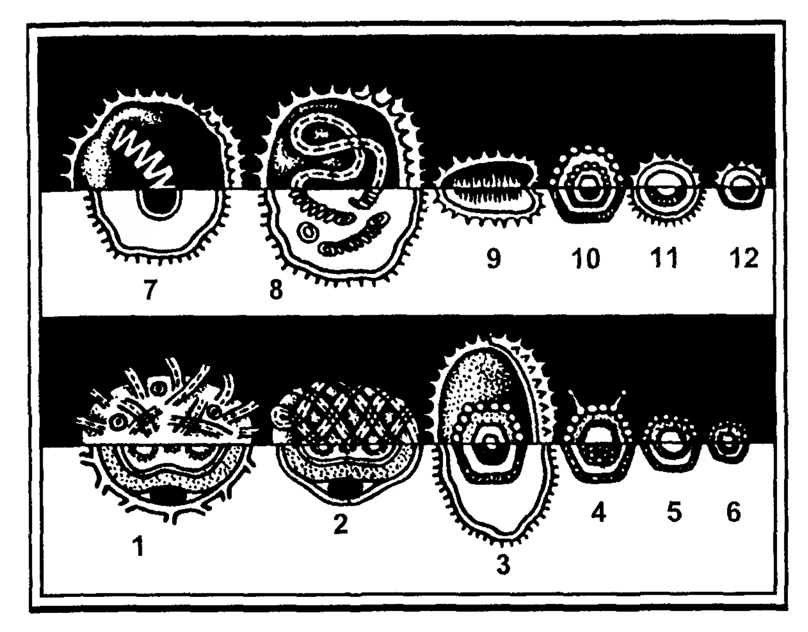


Рис. 103. *Схематическое изображение строения основных вирусов человека и животных:*
1 – группы оспы; 2 – подгруппы паравакцины; 3 – группы герпеса; 4 – аденовирусы; 5 – паповавирусы; 6 – пикоднавирусы; 7 – вирус гриппа; 8 – вирус Сендай; 9 – вирус везикулярного стоматита; 10 – реовирус; 11 – вирус энцефалита; 12 – пикорнавирусы (по Д. Б. Голубеву и В. З. Солоухину)

(двадцатигранника), такой симметрией обладают изометрические вирусы. В случае *комбинированной симметрии* капсид обладает кубической формой, а расположенная внутри нуклеиновая кислота уложена спирально. Правильная геометрия капсида даже позволяет вирусным частицам совместно образовывать кристаллические структуры.

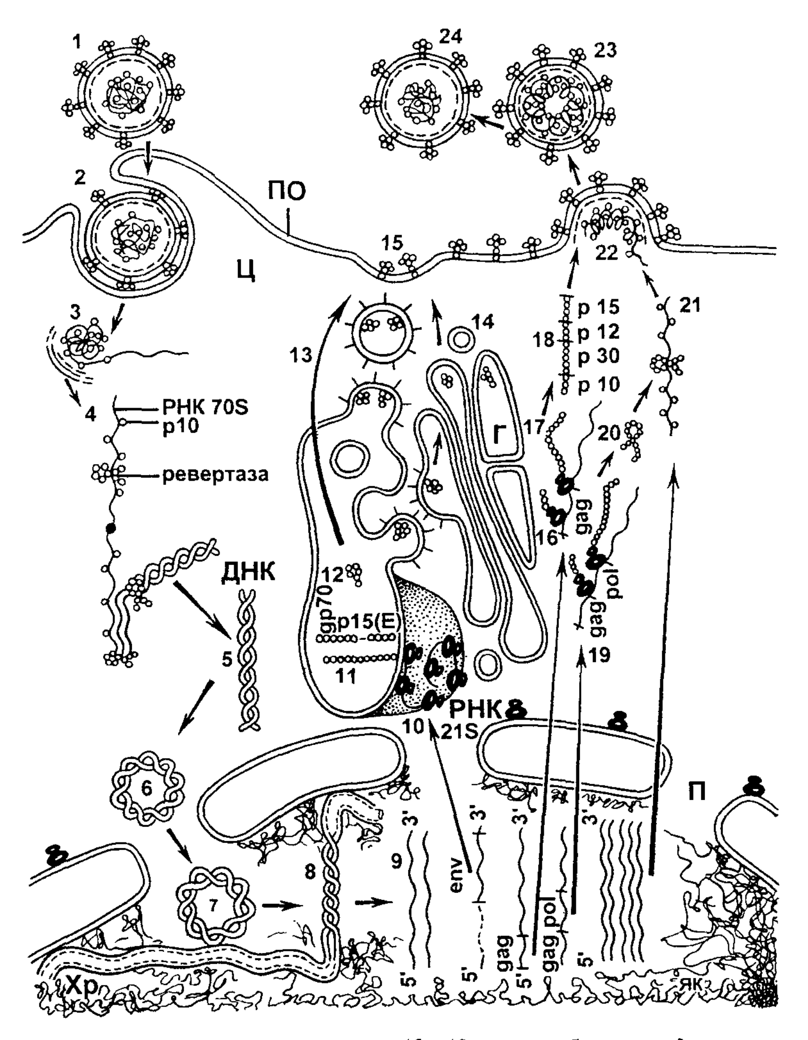
Жизненный цикл вирусов. Вирусы не могут самостоятельно размножаться и осуществлять обмен веществ. В соответствии с этим у них различают две жизненные формы: покоящаяся внеклеточная – *вирион* и активно репродуцирующаяся внутриклеточная – *вегетативная*. Вирионы демонстрируют отменную жизнеспособность. В частности, они выдерживают

давление до 6000 атм и переносят высокие дозы радиации, однако погибают при высокой температуре, облучении ультрафиолетовыми лучами, а также воздействии кислот и дезинфицирующих веществ.

Взаимоотношения вируса с клеткой последовательно проходят несколько стадий (рис. 104). **Первая стадия** представляет собой *адсорбцию вирионов* на поверхности клетки-мишени, которая для этого должна обладать соответствующими поверхностными рецепторами. Именно с ними специфически взаимодействует вирусная частица, после чего происходит их прочное связывание, по этой причине клетки восприимчивы не ко всем вирусам. Именно этим объясняется строгая определенность путей проникновения вирусов. Например, рецепторы к вирусу гриппа имеются у клеток слизистой оболочки верхних дыхательных путей, а у клеток кожи их нет. Поэтому через кожу гриппом заболеть нельзя – вирусные частицы для этого нужно вдохнуть с воздухом. Вирусы бактерий (бактериофаги) нитевидной формы или не имеющие отростков адсорбируются не на клеточной стенке, а на фимбриях.

Вначале вирионы адсорбируются посредством электростатического взаимодействия или за счет ван-дерваальсовых сил (собственно поэтому вирусы осаждаются не только на поверхности клеток, но и на любой поверхности вообще). Первая фаза адсорбции обратима – вирусную частицу можно отделить от клетки-мишени (например, обычным встряхиванием), после чего

Рис. 104. *Обобщенная схема основных этапов цикла развития онкогенного РНК-геномного вируса:*
1 – внеклеточный онковирус; 2 – адсорбция и проникновение онковируса в клетку; 3 – внутриклеточное «раздевание» онковируса; 4 – транскриптивный комплекс; 5 – двухспиральная вирусная ДНК; 6, 7 – транспорт кольцевой ДНК онковируса в ядро клетки; 8 – интеграция ДНК-транскрипта онковируса в хромосому клетки; 9 – вирусная РНК; 10, 11 – синтез вирусных гликопротеидов (gp) на мембранах гранулярного эндоплазматического ретикулума; 12, 13 – предполагаемый транспорт вирусных гликопротеидов в опушенных везикулах к поверхности клетки; 14 – предполагаемый транспорт вирусных гликопротеидов через GERL-комплекс или комплекс Гольджи; 15 – локализация гликопротеидов



онковируса на поверхности клетки; 16 – 18 – синтез белков сердцевины онковируса (p10, p12, p15, p30) на свободных полирибосомах; 19, 20 – синтез обратной транскриптазы онковируса на свободных полирибосомах; 21 – транспорт вирусного РНП к поверхности клетки; 22 – формирование онковируса типа А (С) в процессе почкования на поверхности клетки; 23 – внеклеточный онковирус типа А (С); 24 – внеклеточный онковирус типа С; Ц – цитоплазма; ЯК – ядро клетки; П – поры ядерной оболочки; ПО – плазматическая оболочка; Хр – хромосома клетки; Г – комплекс Гольджи (по А. Ф. Быковскому и соавт., 1983)

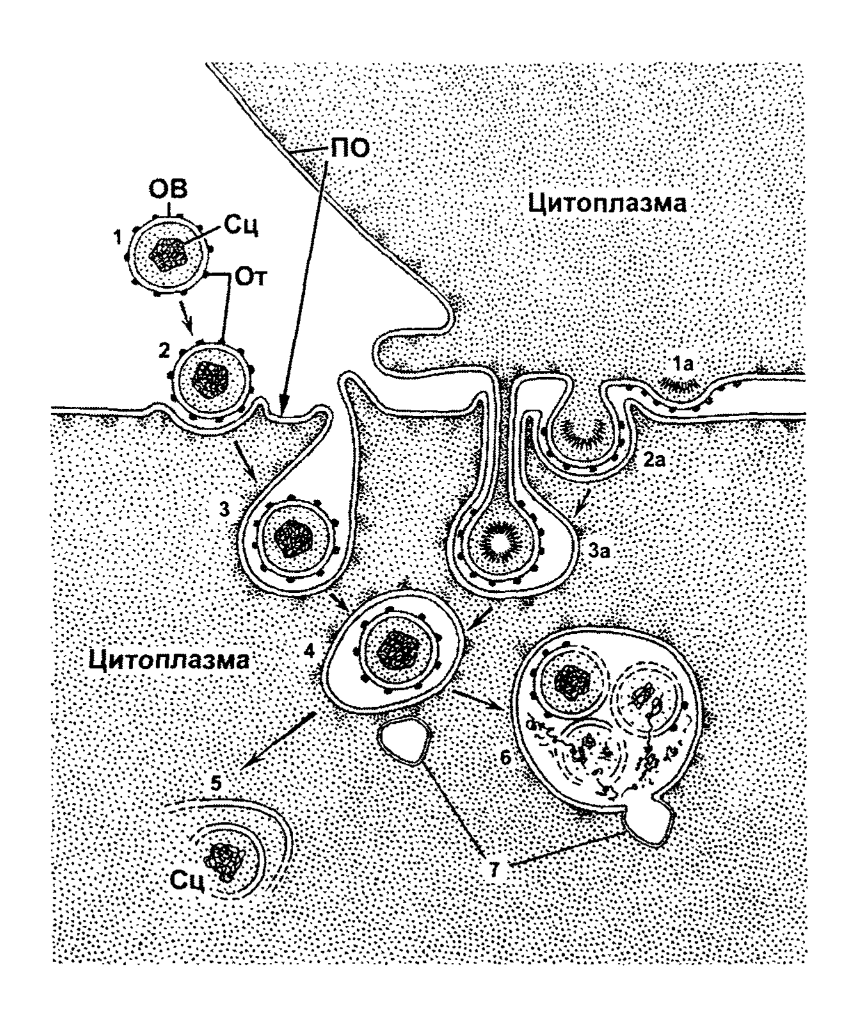


Рис. 105. *Проникновение онковирусов в клетку в процессе виропексиса (схема):*
1 – внеклеточный онковирус типа С; 2 – адсорбция вируса на свободной клеточной поверхности; 3 – рофеоцитоз вируса; 1а, 2а, 3а – последовательные этапы проникновения онковирусов типа А, почкующихся на поверхности соседней клетки; 4 – локализация вируса в фагосоме; 5 – проникновение сердцевины вируса в цитоплазму; 6 – деструкция онковирусов в фаголизосоме; 7 – лизосомы; ПО – плазматическая оболочка клетки; ОВ – оболочка вируса; Сц – сердцевина; От – отростки оболочки вируса (по А. Ф. Быковскому и соавт., с изменениями и дополнениями)

следует необратимая фаза, при которой разделение уже невозможно.

Вторая стадия состоит в *проникновении* целого вириона или его нуклеиновой кислоты внутрь клетки-хозяина. Легче происходит проникновение вирусов в животные клетки, поскольку те не имеют оболочек и вирусы попадают в них путем обычного эндоцитоза (если хотят акцентировать внимание на проникновении именно вируса, употребляют научное название этого процесса – *виропексис*, предложенное **Ф. де Сент-Гроотом** в 1948 г.) (рис. 105). Если вирион имеет наружную липопротеидную мембрану, то при контакте с клеткой-хозяином мембраны сливаются и вирион оказывается в цитоплазме (напоминаем, что липопротеидная мембрана вириона возникает за счет составляющих плазматической мембраны клетки-хозяина) (рис. 106). Значительно сложнее вирусам растений, грибов и бактерий, вынужденным «пробиваться» через жесткую клеточную стенку. Для этого имеются конкретные приспособления. В частности, бактериофаги обладают ферментом типа

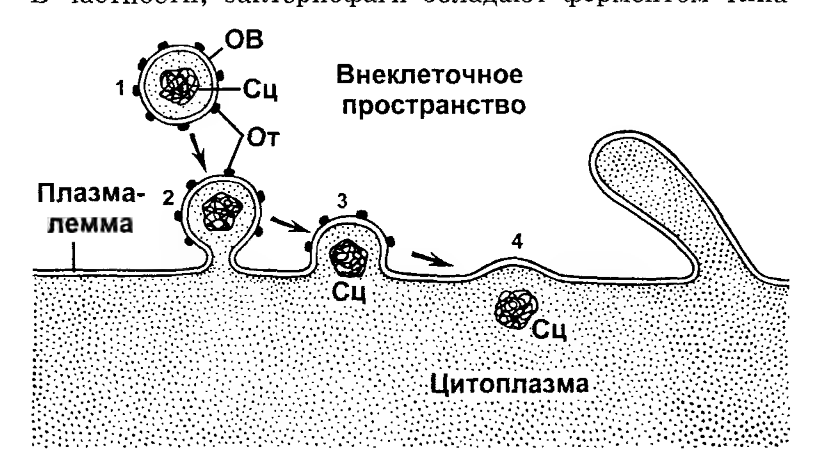


Рис. 106. *Проникновение онковируса в клетку в процессе слияния оболочки вируса и плазматической оболочки клетки (схема):*
1 – внеклеточный онковирус типа С; 2, 3, 4 – последовательные этапы слияния оболочки вируса и клетки; ОВ – оболочка вируса;
От – отростки оболочки вируса; Сц – сердцевина
(по А. Ф. Быковскому и соавт., 1983)

лизоцима, благодаря которому они растворяют стенку бактериальной клетки.

Третья стадия называется *депротеинизация*. В ходе ее происходит освобождение носителя генетической информации вируса – его нуклеиновой кислоты. У многих вирусов, например бактериофагов (за исключением нитчатых), этот процесс совпадает с предыдущей стадией, поскольку в клетку проникает только нуклеиновая кислота, а белковая оболочка остается за пределами клетки-хозяина. Если вирус проникает в клетку целиком, то удаление оболочки осуществляется клеточными протеазами. Напомним, что вирион может проникать в клетку в результате эндоцитоза. Как и положено, при этом формируется вакуоль-фагосома, с которой сливаются первичные лизосомы. Однако в случае обычного фаго- или пиноцитоза ферменты лизосом расщепляют органические вещества фагосомы до мономеров, которые впоследствии используются клеткой для своих нужд. По невыясненным до конца причинам с проникшими в клетку вирионами этого не происходит в полной мере. Ферментативному расщеплению подвергается лишь белковая составляющая вирусной частицы, а его нуклеиновая кислота остается неповрежденной. В результате нуклеиновая кислота вируса освобождается, и впоследствии именно она существенным образом преобразует деятельность клетки-хозяина, подчиняя ее метаболизм своим потребностям и вынуждая ее синтезировать определенные вещества. Обращаем внимание на то, что сам вирус не обладает необходимыми для этого механизмами, поэтому для синтеза нужных молекул он использует клеточные ферменты (например, протеазы, РНК-полимеразы и др.) и структуры (например, рибосомы). Пути реализации генетической информации разными вирусами называют *стратегией вирусного генома*.

В ходе **четвертой стадии** на основе вирусной нуклеиновой кислоты происходит *синтез необходимых для вируса соединений*. Вначале образуется «ранняя»

m-РНК, которая будет служить матрицей для «ранних» вирусных белков. У вирусов ранними молекулами считаются те, что появились до репликации вирусной нуклеиновой кислоты. Именно они будут направлять последующий синтез нуклеиновой кислоты вируса. Молекулы, которые образовались после репликации нуклеиновой кислоты, называются *поздними*. Однако необходимо отметить, что направление синтеза вирусных молекул в клетке зависит от типа нуклеиновой кислоты вируса. У ДНК-содержащих вирусов общая схема биосинтеза не имеет принципиальных особенностей и включает в себя обычные этапы: ДНК → РНК → → белок. Мелкие вирусы для этого проникают в ядро и в процессе транскрипции используют РНК-полимеразы клетки (обычные, т. е. ДНК-зависимую РНК-полимеразу). Крупные (например, вирус оспы) вирусы осуществляют свой синтез не в ядре, а в цитоплазме. Поэтому они не могут задействовать клеточные ферменты, и транскрипцию у них направляет собственная (вирионная) РНК-полимераза.

РНК-содержащие вирусы по этому признаку делятся на несколько групп. Наиболее просто все устроено у представителей первой группы (пикорна-, тога- и коронавирусы). У них транскрипция не происходит, потому что вирионная однонитчатая РНК сама выполняет функцию m-РНК, т.е. служит матрицей для синтеза вирионного белка на рибосомах клетки. Следовательно, схема биосинтеза у них следующая: РНК → белок. Такие вирусы называются *плюс-нитевые* (или вирусы с позитивным геномом).

Вторую группу составляют *минус-нитевые* вирусы (или вирусы с негативным геномом – вирусы гриппа, кори, паротита и др.). Они также содержат однонитчатую РНК, однако она не информативна для прямой трансляции, поэтому у них сначала происходит транскрипция на вирионной РНК комплементарной ей m-РНК, которая и будет служить матрицей для последующего синтеза вирусных белков. Следует отметить,

что транскрипция управляется ферментом РНК-зависимой РНК-полимеразой. Этот фермент отсутствует в клетке (понятно, что клетке он просто не нужен, поскольку в ней никогда не синтезируется РНК на РНК) и приносится самим вирионом. В этом случае схема биосинтеза будет: РНК → РНК → белок.

У составляющих третью группу ретровирусов (они относятся к онковирусам) биосинтез идет наиболее сложно. У них на исходной однонитчатой РНК-матрице сначала синтезируется ДНК – уникальный случай в природе, которому нет аналогов. Этот процесс управляется особым ферментом – РНК-зависимой ДНК-полимеразой (его еще называют обратной транскриптазой или ревертазой). Полученная молекула ДНК впоследствии приобретает кольцевую форму и называется *ДНК-провирус*. Затем эта молекула встраивается в хромосому клетки-хозяина и с помощью клеточной же РНК-полимеразы многократно транскрибируется. Образовавшиеся копии выполняют следующие функции: во-первых, являются m-РНК, по которой на клеточных рибосомах синтезируются белки капсида вируса, во-вторых, они сами непосредственно являются РНК вириона. Таким образом, схема биосинтеза у этих вирусов: РНК → ДНК → РНК → белок.

Четвертую группу образуют вирусы, содержащие двухнитчатую РНК. У них транскрипция также осуществляется с помощью вирусного фермента РНК-зависимой РНК-полимеразы.

В **пятой стадии** происходит *синтез компонентов вирусной частицы* – нуклеиновой кислоты и белков капсида, причем все компоненты синтезируются многократно.

В ходе **шестой стадии** из синтезированных ранее многочисленных копий нуклеиновой кислоты и белков *формируются новые вирионы путем самосборки*. Для этого необходимо, чтобы концентрация компонентов вириона достигла высокого (критического) уровня. Обращаем внимание на то обстоятельство, что компоненты

вирусной частицы синтезируются раздельно и в разных частях клетки. У сложных вирусов, кроме капсида, также образуется наружная оболочка из компонентов плазматической мембраны клетки.

Последняя – **седьмая стадия** – представляет собой *выход вновь собранных вирусных частиц из клетки-хозяина*. У разных вирусов этот процесс проходит неодинаково. У некоторых вирусов это сопровождается гибелью клетки за счет освобождения литических ферментов лизосом – *лизис* клетки (рис. 107). У других вирионы выходят из живой клетки *путем отпочковывания* (см. рис. 104), однако и в этом случае клетка со временем погибнет, поскольку при отпочковывании повреждается плазматическая мембрана.

Время, прошедшее с момента проникновения вируса в клетку до выхода новых вирионов, называется *скрытым*, или *латентным*, периодом. Оно может широко варьировать: от нескольких часов (пяти-шести у вирусов оспы и гриппа) до нескольких суток (вирусы кори, аденовирусы и др.).

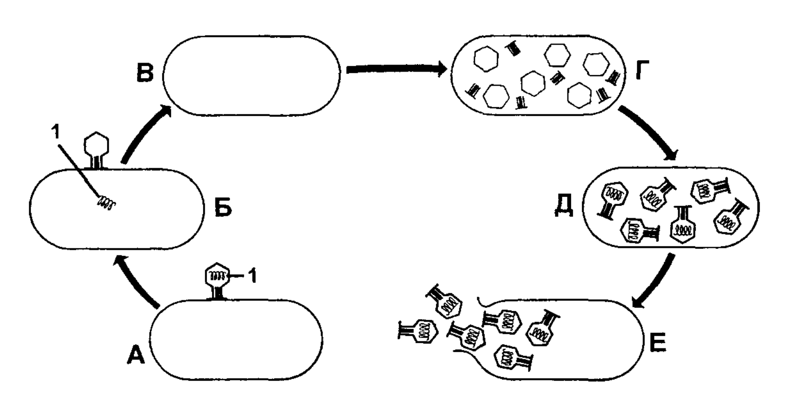


Рис. 107. *Схема размножения фага, сопровождающегося лизисом клетки*

А – адсорбция фага на микробной клетке; Б – переход нуклеиновой кислоты в микробную клетку; В – начальный процесс внутриклеточного размножения фага, видимых структур еще нет; Г – образование отдельных фаговых частиц; Д – образование зрелых фаговых частиц; Е – разрыв (лизис) клетки и выход фаговых частиц наружу; 1 – нуклеиновая кислота (по А. Ф. Быковскому и соавт.)

У некоторых бактериофагов наряду с *вирулентными* (быстро развивающиеся вирусы) имеются *умеренные* фаги. Их нуклеиновая кислота после проникновения в бактериальную клетку интегрируется в ДНК клетки и становится *профагом*. Профаг не оказывает литического воздействия на клетку-хозяина и при делении реплицируется вместе с клеточной ДНК. Бактерии, содержащие профаг, называются *лизогенными*. Они проявляют устойчивость к содержащемуся в них фагу, а также к близким к нему другим фагам. Связь профага с бактерией весьма прочная, но она может быть нарушена под воздействием индуцирующих факторов (ультрафиолетовые лучи и ионизирующая радиация, химические мутагены). Следует отметить, что лизогенные бактерии могут менять свойства (например, выделять новые токсины).

Классификация вирусов. На систематическое положение вирусов указывают разные показатели: тип нуклеиновой кислоты и количество нитей (одно- или двухнитчатая), ее масса и относительная доля в вирусной частице. Кроме того, вирусы подразделяются в зависимости от формы капсида и строения оболочки, природы хозяина и многих других факторов (табл. 22). При обозначении конкретного вируса также необходимо указывать переносчика – если он есть.

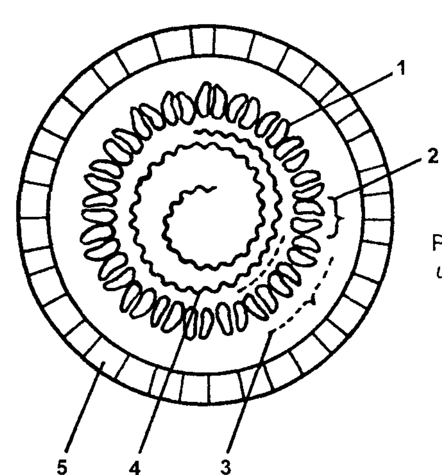


Рис. 108. *Схематическое изображение сферического вируса:*
1 – структурная единица (субъединица); 2 – капсомер (морфологическая единица); 3 – капсид; 4 – нуклеиновая кислота; 5 – оболочка (по Д. Б. Голубеву и В. З. Солоухину)

Таблица 22

Классификация вирусов

Семейство	Типовой вид и другие представители семейства
ДНК-содержащие вирусы	
Adenoviridae	Аденовирус человека, аденовирусы млекопитающих
Herpesviridae	Вирус простого герпеса человека типа I, вирусы герпеса человека, обезьян, лошадей, цитомегаловирусы, вирус Марека и др.
Papovaviridae	Вирус папилломы Шоупа, вирусы бородавок человека и др.
Parvoviridae	Латентный вирус крыс Килхема, аденовирусные сателлиты и др.
Poxviridae	Вирус осповакцины, вирус натуральной оспы и др.
РНК-содержащие вирусы	
Arenoviridae	Вирус лимфоцитарного хориоменингита и др.
Bunyaviridae	Вирус Буньямвера, вирус Укуниеми и др.
Coronaviridae	Коронавирус человека, вирус инфекционного бронхита птиц и др.
Ortho-myxoviridae	Вирус гриппа A/WS/33 (HON1), вирусы гриппа А человека и животных, вирус гриппа B/Lee/40, вирусы гриппа В человека; вирус гриппа C/Taylor/49
Para-myxoviridae	Вирус ньюкастлской болезни, парагриппа 1, 2, 3 и 4 человека и др.; вирус кори и др.; респираторно-синцитиальный вирус и др.
Picornaviridae	Полиовирус человека, Коксаки-вирусы, ECHO-вирусы, энтеровирусы, риновирусы человека и др.
Reoviridae	Реовирус человека типа I, реовирусы позвоночных животных и др.
Retraviridae	Вирус опухолей молочных желез мышей, вирус саркомы Рауса, вирус мышиного лейкоза Гросса, вирус висна и др.
Rhabdoviridae	Вирус бешенства, вирус везикулярного стоматита Нью-Джерси и др.
Togaviridae	Вирус Синдбис, Чикунгунья, Семлики, вирус желтой лихорадки, вирусы клещевого энцефалита, японского энцефалита, вирус краснухи и др.

По форме вириона вирусы делятся на: *сферические* (вирусы кори, гриппа, арбовирусы и др.) (рис. 108), *палочковидные* (вирусы мозаичной болезни табака, картофеля и др.), *кубоидальные* (аденовирусы, реовирусы, вирусы оспы и др.) и *сперматозоидные* (некоторые бактериофаги) (рис. 109).

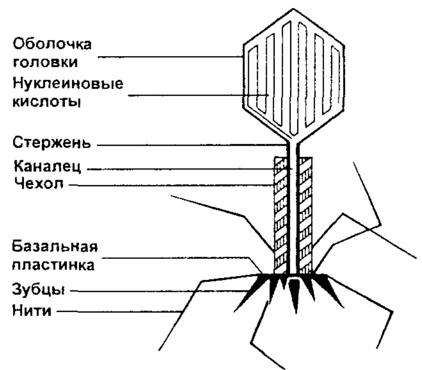


Рис. 109. *Схема строения фаговой частицы (по Я. И. Раутенштейну)*

В зависимости от поражаемой клетки-мишени вирусы делят на вирусы *животных, растений, грибов* и *бактерий* (*бактериофаги*, или просто *фаги*). В пределах каждой группы также имеется деление на подгруппы (рис. 110). Выделяют 17 семейств вирусов позвоночных, 7 семейств вирусов беспозвоночных, 20 семейств

I	II	III	IV	V	VI

Рис. 110. *Морфологические типы бактериофагов: I – нитевидные или палочковидные фаги; II – фаги, состоящие из одной головки, без отростка; III – фаги, состоящие из головки, на которой имеется несколько небольших выступов; IV – фаги, состоящие из головки и короткого отростка; V – фаги, имеющие головку и длинный отросток, чехол которого не может сокращаться; VI – фаги, имеющие головку и длинный отросток, чехол которого может сокращаться (по Я. И. Раутенштейну)*

вирусов растений, 10 семейств вирусов бактерий и 5 родов вирусов грибов. Многие вирусологи оспаривают применение к вирусам понятия «вид», поэтому мы также проявим в этом осторожность. Обнаружение новых вирусов – явление значительно более редкое, нежели открытие новых видов клеточных организмов.

Происхождение вирусов. Природа вирусов до сих пор вызывает жаркие дискуссии в среде специалистов. Причиной тому во многом являются многочисленные и зачастую весьма противоречивые гипотезы, высказанные к настоящему времени и, к сожалению, объективно ничем не доказанные. Приведем лишь некоторые из них. Согласно одной, вирусы представляют собой результат морфофункционального регресса, связанного с паразитическим образом жизни (действительно, вирусы представляют собой эталонный вариант облигатного паразитизма). Сторонники этой гипотезы (следует отметить, не очень многочисленные) полагают, что предки вирусов имели клеточное строение. Несколько отличается от этого другая гипотеза, постулирующая происхождение вирусов из первобытных доклеточных организмов. По этой версии, предшественники вирусов еще тогда избрали паразитический образ жизни, и, таким образом, они являются наиболее древними паразитами.

Более правдоподобной, на наш взгляд, представляется гипотеза об эндогенном происхождении вирусов. Согласно ей, вирусы представляют собой фрагмент когда-то клеточной нуклеиновой кислоты, который приспособился к сепаратной репликации. Эту версию в какой-то мере подтверждает существование в бактериальных клетках плазмид, поведение которых во многом сходно с вирусами (более подробно об этом рассказано в разделе, посвященном генетическому аппарату прокариот). Наряду с этим существует и «космическая» гипотеза, согласно которой вирусы вообще не эволюционировали на Земле, а были занесены к нам из Вселенной посредством каких-либо космических тел.

Значение вирусов огромно как в живой природе, так и в жизни человека, поскольку все вирусы являются паразитами и поражают все известные организмы. Многие из них вызывают у людей тяжелые заболевания, нередко с летальным исходом. Еще в 1935 году выдающийся отечественный вирусолог **Л.А. Зильбер** привел такую статистику: «с 1929 по 1934 год гриппом, корью, полиомиелитом и оспой заболели 25 142 650 человек, в то время как основными бактерийными инфекциями – 4 072 446 человек». Борьба с вирусными инфекциями сопряжена с многочисленными трудностями, среди которых особо следует отметить невосприимчивость вирусов к антибиотикам. Вирусы активно мутируют, и регулярно появляются все новые штаммы, против которых еще не найдено «оружие». Прежде всего это относится к РНК-содержащим вирусам, геном которых обычно крупнее и, следовательно, менее стабилен. К настоящему времени борьба со многими вирусными инфекциями складывается в пользу человека, в основном благодаря всеобщей вакцинации населения в профилактических целях. Такие мероприятия в итоге привели к тому, что к настоящему времени, по мнению специалистов, в природе исчез вирус натуральной оспы (его штаммы хранятся лишь в нескольких лабораториях, надеемся, с соблюдением должной безопасности). Однако природа и сейчас испытывает человека, время от времени преподнося сюрпризы в виде новых вирусов, вызывающих страшные заболевания. Самым ярким примером тому является вирус иммунодефицита человека (ВИЧ-инфекция), борьбу с которым человек пока проигрывает. Его распространение уже соответствует пандемии.

Однако не следует преувеличивать вредоносное воздействие вирусов на клеточные организмы. Они могут быть и полезными. Прежде всего вирусы, как и любые другие паразиты, стимулируют деятельность защитных сил организмов, направляя, в известной степени, эволюционный процесс. Многие вирусы, поражающие

бактерии, чрезвычайно важны для медицины и ветеринарии, поскольку позволяют естественным путем и без химических реагентов побеждать многие бактериальные инфекции. Важно помнить, что в природе нет «полезных» и «вредных», а, главное, нет «лишних» звеньев и каждый организм выполняет свою, только ему свойственную роль в бесконечном спектакле под названием Жизнь.

➲ Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Что собой представляют вирусы?
2. Как были открыты вирусы?
3. Какова морфология вирусов?
4. Каково строение капсида?
5. Как устроен геном у разных вирусов?
6. Из каких этапов состоит жизненный цикл вирусов?
7. Что такое вирион?
8. Каким образом вирусы могут проникать в клетку-мишень?
9. Как происходит депротеинизация проникших вирусных частиц?
10. Какие пути реализации генетической информации у разных вирусов вы знаете?
11. Где происходит синтез компонентов вирусных частиц?
12. Как и где происходит сборка вирусных частиц?
13. Каким образом происходит выход вирионов из клетки-хозяина?
14. На какие группы делятся вирусы?
15. Какие вирусные заболевания человека вы знаете?
16. Что такое профаг?
17. Какие клетки называются лизогенными? Каковы их свойства?
18. Какие вы знаете теории происхождения вирусов?
19. Каково значение вирусов в природе и в жизни человека?

ТКАНИ

Ткань – это исторически сложившаяся общность клеток и межклеточного вещества, объединенных единством происхождения, строения и функции. В организме человека выделяют четыре типа тканей: эпителиальную, соединительную, мышечную и нервную.

ЭПИТЕЛИАЛЬНАЯ ТКАНЬ

Эпителиальные ткани покрывают поверхность тела и выстилают слизистые оболочки, отделяя организм от внешней среды (покровный эпителий), а также образуют железы (железистый эпителий). Эпителий образует слой клеток, лежащих на тонкой базальной мембране, лишенный кровеносных сосудов, его питание осуществляется за счет подлежащей соединительной ткани. *Базальная мембрана* – слой межклеточного вещества (белков и полисахаридов), располагающийся на границах между различными тканями, например между эпителиальным пластом и подлежащей соединительной тканью.

В зависимости от количества слоев клеток поверхностный эпителий подразделяют на однослойный и многослойный (рис. 111, табл. 23). *Однослойный эпителий* покрывает серозные оболочки (брюшина, плевра, перикард), выстилает большинство слизистых оболочек, *многослойный* покрывает кожу и выстилает некоторые слизистые оболочки (например, конъюнктиву глаза, ротовую полость, глотку, пищевод, влагалище).

Железистый эпителий (железа) представляет собой орган, паренхима которого сформирована из железистых клеток. Железы подразделяются на *экзокринные*, имеющие выводные протоки; *эндокринные*, не имеющие выводных протоков и выделяющие синтезируемые ими продукты непосредственно в межклеточные пространства, откуда они поступают в кровь и лимфу (рис. 112); *смешанные*, состоящие из экзо- и эндокринных отделов (например, поджелудочная железа).

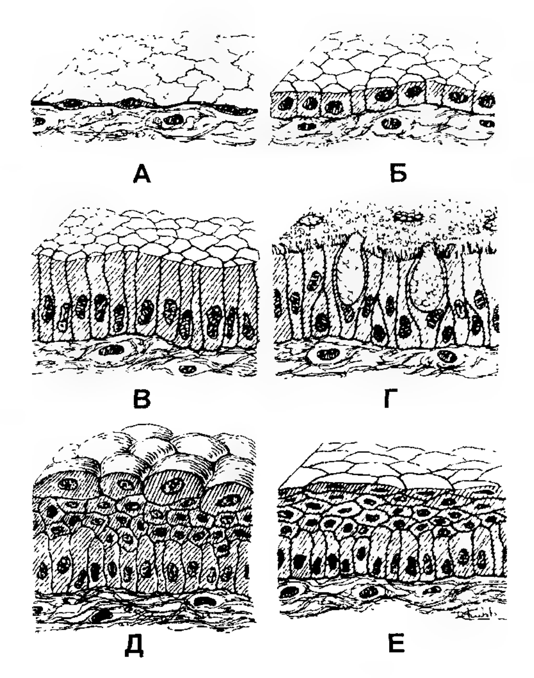


Рис. 111. *Схема строения эпителиальной ткани:*
А – однослойный плоский эпителий (мезотелий); Б – однослойный кубический эпителий; В – однослойный цилиндрический эпителий; Г – реснитчатый эпителий; Д – переходный эпителий; Е – неороговевающий многослойный плоский эпителий (по А. Хэму и Д. Кормаку)

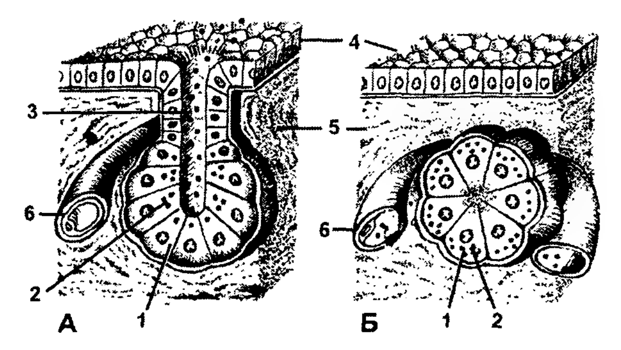


Рис. 112. *Схема строения экзокринных и эндокринных желез:*
А – экзокринная железа; Б – эндокринная железа; 1 – начальный отдел; 2 – секреторные гранулы; 3 – выводной проток экзокринной железы; 4 – покровный эпителий; 5 – соединительная ткань; 6 – кровеносный сосуд

Таблица 23

Характеристика разных типов эпителия

Тип эпителия	Количество рядов эпителиальных клеток	Наличие структур на поверхности эпителиоцитов	Локализация	Функция
1	2	3	4	5
Однослойный однорядный				
Простой чешуйчатый (мезотелий, эндотелий) – плоский	Один ряд уплощенных клеток, ядра расположены параллельно поверхности органа	Микроворсинки	Выстилает серозные оболочки, кровеносные и лимфатические сосуды, полость сердца, внутреннюю поверхность роговицы глаза	Защита, обмен, всасывание, транспортные процессы
Простой кубический	Один ряд клеток кубической формы, ядра округлой формы	Микроворсинки (апикальная поверхность), инвагинации плазмалеммы (базальная поверхность); пигментный эпителий имеет длинные выросты на апикальной поверхности, содержащие веретенообразные зерна меланина	Выстилает канальцы почек, покрывает поверхность яичника, сосудистые сплетения мозга; пигментный эпителий сетчатки глаза, выводные протоки слюнных желез, фолликулы щитовидной железы, терминальные бронхиолы, желчные канальцы	Защита, секреция, адсорбция, экскреция
Простой столбчатый – призматический	Один ряд высоких призматических полигональных клеток, удлиненные ядра расположены перпендикулярно поверхности органа	Микроворсинки	Выстилает пищеварительную трубку, начиная от входа в желудок и до заднего прохода; желчный пузырь, сосочковые протоки и собирательные трубочки почек, исчерченные протоки слюнных желез	Защита, секреция, всасывание

Продолжение таблицы 23

1	2	3	4	5
Простой реснитчатый	То же	Реснички	Выстилает бронхиолы, полость матки, маточные трубы	Защита, колебательные движения ресничек, передвижение веществ в просвете (полости) органа
Простой кубический сецернирующий	Один ряд кубических клеток, ядра округлой формы	Микроворсинки (апикальная поверхность), инвагинация плазмалеммы и микроворсинки (базальная поверхность), в базальной части множество вакуолей	Амнион	Защита, секреция околоплодных вод
Однослойный многорядный				
Столбчатый призматический	Псевдомногослойный, многорядный (анизоморфный). Все клетки лежат на базальной мембране, но не все достигают поверхности органа. Ядра лежат на разных уровнях	Стереоцилин (большинство клеток)	Выстилает проток придатка яичка, семявыносящий проток, протоки некоторых желез, часть мужского мочеиспускательного канала	Защита, передвижение веществ по поверхности
Псевдомногослойный столбчатый реснитчатый	Все клетки лежат на базальной мембране. Однако, имея разную высоту, не все клетки достигают поверхности эпителиального слоя. Ядра лежат на разном уровне. Между эпителиоцитами залегают бокаловидные гранулоциты	Реснички	Выстилают дыхательные пути (вплоть до бронхов 2-го порядка)	Колебательные движения ресничек – передвижение веществ в просвете органа

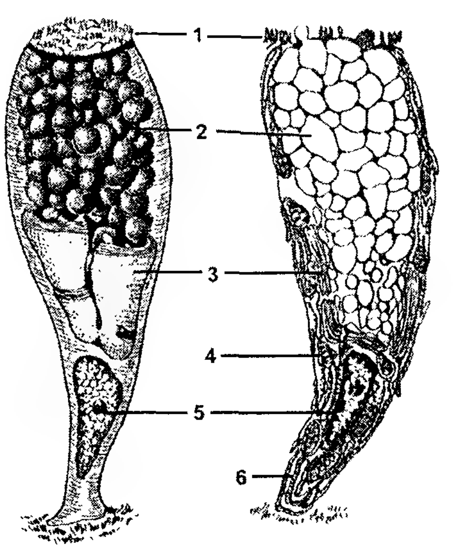
Продолжение таблицы 23

1	2	3	4	5
Переходный	Все клетки достигают базальной мембраны, некоторые – узкими ножками. Мелкие базальные клетки стволовые, более крупные клетки промежуточного слоя, крупные клетки поверхностного слоя в опорожненном пузыре округлые, в растянутом – плоские	В опорожненном пузыре плазмалемма складчатая, в наполненном складки выпрямляются. Благодаря утолщениям (бляшкам) плазмалеммы, между которыми мембрана обычная, возможны изменения конфигурации поверхности клеток	Мочевой пузырь, мочеточники, почечная лоханка	Защита
Многослойный				
Кубический	Несколько слоев клеток, эпителиоциты поверхностного слоя кубической формы	Гладкая	Потовые железы	Секреция
Столбчатый (призматический)	Несколько слоев клеток, эпителиоциты поверхностного слоя столбчатые, базального – полигональные, между ними – веретенообразные	Микроворсинки	Нёбо, надгортанник, конъюнктива глаза, часть мочеиспускательного канала	Защита, секреция

Окончание таблицы 23

1	2	3	4	5
Чешуйчатый (плоский) неороговевающий	Несколько слоев клеток: базальный (крупные, призматические, прикрепленные к базальной мембране полудесмосомами), шиповатый (крупные полигональные клетки с множеством отростков, соединяющиеся между собой десмосомами, в цитоплазме большое количество тонофибрилл). Эти два слоя являются ростковыми. Слой плоских клеток, которые уплощаются по направлению вверх и теряют ядра	Гладкая	Выстилает ротовую полость, пищевод, задний проход, влагалище, роговицу	Защита
Чешуйчатый (плоский) ороговевающий	Несколько слоев клеток: базальный и шиповатый аналогичны таковым в неороговевающем эпителии; зернистый (уплощенные клетки, в цитоплазме которых содержатся тонофибриллы и зерна кератогиалина); блестящий (плоские клетки, цитоплазма которых содержит элеидин); роговой (роговые чешуйки, лишенные ядер и органелл, богатые кератином)	Гладкая	Покрывает поверхность кожи, образуя эпидермис	Защита

Рис. 113. *Строение бокаловидной клетки:*
1 – клеточные микроворсинки;
2 – гранулы слизи;
3 – комплекс Гольджи;
4 – митохондрия; 5 – ядро;
6 – зернистая эндоплазматическая сеть



Кроме того, имеется множество *одноклеточных желез – бокаловидных клеток*, лежащих среди других эпителиальных клеток, покрывающих слизистые оболочки полых органов пищеварительной, дыхательной и половой систем, которые вырабатывают слизь (рис. 113).

Экзокринная железа состоит из начального (секреторного) отдела, сформированного железистыми клетками, которые вырабатывают различные секреты, и протоков. В зависимости от строения секреторного отдела различают трубчатые (наподобие трубки), ацинозные

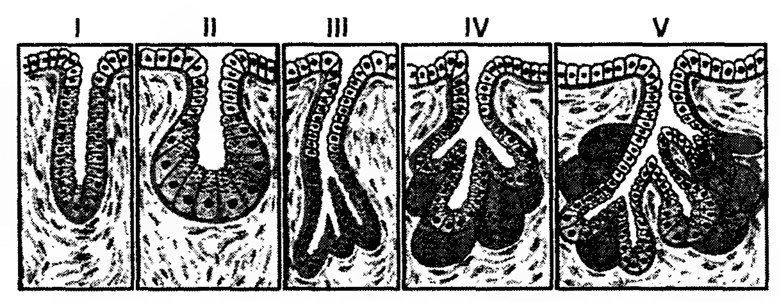


Рис. 114. *Типы экзокринных желез:*
I – простая трубчатая железа с неразветвленным начальным отделом;
II – простая альвеолярная железа с неразветвленным начальным отделом;
III – простая трубчатая железа с разветвленным начальным отделом;
IV – простая альвеолярная железа с разветвленным начальным отделом;
V – сложная трубчато-альвеолярная железа с разветвленными начальными отделами
(по И. В. Алмазову и Л. С. Сутулову)

(напоминают грушу или удлиненную виноградину) и альвеолярные (наподобие виноградины), а также трубчато-ацинозные и трубчато-альвеолярные железы, секреторные отделы которых имеют и ту и другую форму. В зависимости от строения протоков железы подразделяются на *простые*, имеющие один проток, и *сложные*, в главные выводные протоки которых вливается множество протоков, в каждый из которых, в свою очередь, открывается несколько секреторных отделов (рис. 114). Железы вырабатывают различные секреты: белковый, слизистый и смешанный.

СОЕДИНИТЕЛЬНАЯ ТКАНЬ

Соединительные ткани представляют обширную группу, включающую в себя собственно соединительные ткани (рыхлая волокнистая и плотная волокнистая неоформленная и оформленная), ткани со специальными свойствами (ретикулярная, пигментная, жировая), твердые скелетные (костная, хрящевая) и жидкие (кровь и лимфа). Соединительные ткани выполняют различные функции: опорную (или механическую), трофическую (или питательную), защитную.

В отличие от других тканей, соединительные сформированы из многочисленных клеток и вырабатываемого ими межклеточного вещества. Последнее состоит из аморфного вещества и различных волокон (коллагеновых, эластических, ретикулярных). Межклеточное вещество имеет различную консистенцию – от твердого у кости до жидкого у крови и лимфы.

Многие клетки крови являются одновременно и клетками соединительной ткани, а другие – их предшественниками, поэтому целесообразно начать описание соединительных тканей с крови.

Кровь (рис. 115). «Кровь – особый сок!» – восклицает Мефистофель («Фауст» И. В. Гете). И действительно, жизнь человека связана с кровью, которая выполняет следующие функции: транспортную, трофическую, защитную, гемостатическую (кровоостанавливающую).

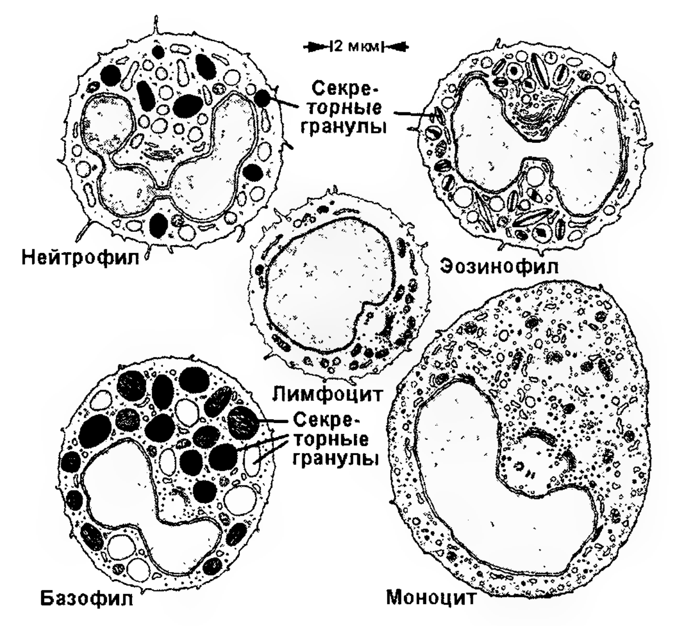


Рис. 115. *Схема строения клеток крови (по Б. Албертсу и соавт.)*

Кроме того, кровь участвует в сохранении постоянного состава и свойств внутренней среды организма – гомеостаза (*греч.* homoios – одинаковый и stasis – состояние, неподвижность). Общее количество крови у взрослого человека 4 – 6 л, что составляет 6 – 8% массы его тела (у мужчин в среднем около 5,4 л, у женщин – около 4,5 л). Потеря 10% крови допустима, 30% – опасна, а 50% – смертельна. Кровь состоит из клеток (44% объема крови), взвешенных в жидком межклеточном веществе сложного состава (плазма – 54% объема).

Плазма – это жидкая часть крови, в которой содержится до 91% воды, 6,5 – 8% белков, около 2% низкомолекулярных соединений; pH плазмы колеблется в пределах от 7,37 до 7,43, а удельный вес от 1,025 до 1,029. Плазма богата как электролитами, так и неэлектролитами. Белки плазмы (6,5 – 8 г/л, альбумины и глобулины) выполняют трофическую, транспортную, защитную, буферную функции; они также участвуют в свертывании

крови и создании коллоидно-осмотического давления. В крови содержатся безъядерные клетки эритроциты – $(4,0-5,0)\times10^{12}$ на литр, лейкоциты – $(4,0-6,0)\times10^{9}$ на литр, среди которых выделяют зернистые, или гранулоциты, и незернистые, или агранулоциты (моноциты). В крови имеются также кровяные пластинки (тромбоциты), число которых составляет $(180,0-320,0)\times10^{9}$ на литр. В крови постоянно присутствуют также клетки лимфоидного ряда (лимфоциты), которые являются структурными элементами иммунной системы.

Эритроциты (*греч.* erythros – красный), или красные кровяные тельца, безъядерные клетки, имеющие форму двояковогнутых дисков диаметром от 7 до 10 мкм. Эритроцит – единственная клетка в теле человека, которая не содержит ядра. Эритроцит заполнен гемоглобином, осуществляющим перенос кислорода и углекислого газа. Общее количество эритроцитов взрослого человека достигает 25×10^{12}, а общая площадь поверхности всех эритроцитов около 3800 $м^2$. Если сложить все эритроциты человека в один ряд, длина цепочки составит 175 000 км, ею можно было бы опоясать земной шар более четырех раз. Длительность жизни эритроцитов около 120 дней, после чего они разрушаются и поглощаются макрофагоцитами в селезенке, костном мозгу и печени.

В 1900 – 1901 гг. австрийский ученый **К. Ландштейнер** открыл группы крови. В 1930 г. ему была присуждена Нобелевская премия «за открытие групп крови человека». Эритроцит покрыт плазмалеммой толщиной около 7 нм, в которую встроены антигены систем AB0 и резус. *Антиген* – это любое вещество (обычно в его состав входит белок), которое способно вызвать иммунную реакцию. *Иммунная реакция* – это ответ организма на внедрение чужого агента. В плазме крови каждого человека имеются антитела против антигенов эритроцитов, которые не содержатся в его собственной крови. *Антитело* – это молекула белка, которая вырабатывается одной из клеток иммунной системы в ответ на внедрение антигена. К. Ландштейнер описал четыре группы крови (табл. 24).

Таблица 24

Группы крови человека

	Группы крови			
Группа крови	O	A	B	AB
Частота в популяции	46%	42%	9%	3%
Агглютиногены	–	A	B	A+B
Агглютинины	α + β	β	α	–

Авторы обнаружили, что при смешивании плазмы крови одного человека и эритроцитов другого часто происходит их агглютинация (склеивание). Это приводит к закупориванию мелких сосудов, что может привести к смертельному исходу.

Для разделения крови на группы смешивали эритроциты с пробными сыворотками – так называемыми сыворотками анти-А и анти-В. К. Ландштейнер обнаружил, что эритроциты группы О не агглютинируются ни одной из сывороток; эритроциты группы АВ агглютинируются обеими сыворотками; эритроциты группы А агглютинируются сывороткой анти-А, но не агглютинируются сывороткой анти-В; наконец, эритроциты группы В агглютинируются сывороткой анти-В, но не агглютинируются сывороткой анти-А. В сыворотке крови группы О содержатся групповые антитела анти-А и анти-В; в сыворотке группы А имеются только антитела анти-В, в сыворотке группы В – антитела анти-А, а в сыворотке АВ групповые антитела отсутствуют. Следовательно, в соответствии с формулой К. Ландштейнера *в сыворотке крови содержатся только те антитела (изоагглютинины), которые не агглютинируют эритроциты этой группы, поэтому следует переливать кровь той же группы.*

В 1940 г. К. Ландштейнер открыл еще один фактор крови – *резус* (Rh-фактор). У 85% людей эритроциты несут на своей поверхности Rh-антиген, это Rh-положительные (Rh+), у других он отсутствует, их называют резус-отрицательными (Rh–). Если человеку Rh– перельют кровь от Rh+ донора, то у первого в течение двух–четырех месяцев будут продуцироваться Rh-антитела, и если ему

перелить еще раз Rh+ кровь, то произойдет агглютинация Rh+ эритроцитов. К. Ландштейнер обнаружил связь между Rh-фактором и желтухой новорожденных. Если Rh– женщина беременна от Rh+ мужчины, плод может оказаться Rh+. Тогда при первой беременности в организме матери вырабатываются Rh-антитела. При последующей беременности, если эта женщина вынашивает Rh+ плод, ее Rh-антитела проникают через плаценту в кровь плода и вызывают у него агглютинацию эритроцитов, что приводит к желтухе новорожденного.

Лейкоциты (*греч.* leukos – белый) представляют собой ядросодержащие клетки, обладающие амебоидной подвижностью. В отличие от эритроцитов, которые выполняют присущие им функции в просвете кровеносных сосудов, лейкоциты осуществляют свои функции в тканях, куда они мигрируют посредством диапедеза (*греч.* dia – сквозь, pedesis – прыжок) через межклеточные щели сосудистой стенки. В 1 мкл крови здорового человека содержится 4000 – 8000 лейкоцитов. Если сложить все лейкоциты человека в один ряд, он вытянется на расстояние около 525 км.

К *зернистым лейкоцитам (гранулоцитам)* относятся *нейтрофильные*, или *полиморфноядерные*, которые составляют от 93 до 96% всех гранулоцитов (в среднем 4150 в 1 мкл крови). Время их циркуляции в крови не превышает 8 – 12 ч, затем посредством диапедеза они мигрируют в соединительную ткань. Зрелый нейтрофильный гранулоцит представляет собой сферическую клетку диаметром 10 – 12 мкм с дольчатым трехлопастным ядром. В ядрах нейтрофильных гранулоцитов женщин (не менее 7 из 500 нейтрофилов) имеются тельца полового хроматина (тельца Барра) диаметром до 1,5 – 2,0 мкм. Тельце Барра – одна из двух Х-хромосом клеток особей женского пола, которая в интерфазе остается в конденсированном состоянии. Цитоплазма гранулоцита богата гранулами двух типов: нейтрофильными и азурофильными, которые участвуют в фагоцитозе и инактивации фагоцитированного материала. Фагоцитируя продукты распада и микроорганизмы, нейтрофильные

гранулоциты погибают, а освобождающиеся при этом лизосомальные ферменты разрушают окружающие ткани, способствуя формированию гнойника. В состав гноя обычно входят разрушенные нейтрофильные гранулоциты и продукты распада ткани. Количество нейтрофильных гранулоцитов резко возрастает при острых воспалительных и инфекционных заболеваниях.

Эозинофильные (ацидофильные) гранулоциты диаметром 10 – 15 мкм составляют 0,5 – 5,0% циркулирующих лейкоцитов. В 1 мкл крови их число колеблется в пределах от 120 до 350. Они циркулируют в крови не более восьми дней, после чего покидают кровеносное русло через мелкие венулы и проникают в рыхлую соединительную ткань. Особенно много их в слизистой оболочке кишечника и дыхательных путей. Их двухлопастное ядро напоминает по форме гантелю. В цитоплазме имеется множество крупных красных или оранжевых светопреломляющих, несколько удлиненных гранул. Эозинофильные гранулоциты осуществляют фагоцитоз, однако менее активно, чем нейтрофильные. Эозинофильные гранулоциты участвуют в иммунных реакциях. Количество эозинофильных гранулоцитов в циркулирующей крови увеличивается (эозинофилия) при паразитарных заболеваниях, аллергических и аутоиммунных процессах.

Количество *базофильных гранулоцитов* в циркулирующей крови невелико – около 0,5% всех лейкоцитов (40 – 50 клеток в 1 мкл крови), а время их циркуляции не превышает 12 – 15 ч. Диаметр клетки 10 – 12 мкм, в световом микроскопе в клетке видно множество крупных темно-синих округлых или овальных гранул, содержащих биологически активные вещества – гистамин и гепарин. Количество их столь велико, что они маскируют крупное ядро. Базофилы также осуществляют фагоцитоз и участвуют в аллергических реакциях.

Лимфоциты, которые являются структурными элементами иммунной системы, составляют 25 – 40% всех лейкоцитов (1000 – 4000 в 1 мкл), они преобладают в лимфе. Все лимфоциты имеют сферическую форму, но отличаются друг от друга своими размерами.

Диаметр большей части лимфоцитов около 8 мкм (малые лимфоциты). Лимфоциты подразделяются на две категории: тимус-зависимые (Т-лимфоциты) осуществляют в основном клеточный иммунитет, а бурсо-зависимые (В-лимфоциты) – гуморальный иммунитет. Морфологически они не отличаются друг от друга (даже по своей ультраструктуре).

Моноциты составляют от 3 до 11% циркулирующих лейкоцитов крови (200 – 600 в 1 мкл). Время их пребывания в кровеносной системе 2 – 3 дня, после чего они мигрируют в ткани, где превращаются в макрофаги и выполняют свою главную функцию – защиту организма. Моноцит – клетка овальной формы диаметром около 15 мкм с крупным почкообразным, богатым хроматином ядром и большим количеством цитоплазмы, в которой имеется множество лизосом.

Тромбоциты, или кровяные пластинки, – уплощенные овальные двояковыпуклые безъядерные фрагменты крупных клеток мегакриоцитов диаметром 2 – 4 мкм и толщиной 0,5 – 0,75 мкм. Количество их достигает 250 – 350 тыс. в 1 мкл крови. Если расположить все тромбоциты человека рядом, то получится расстояние около 2500 км, равное расстоянию от Москвы до Парижа. Время их циркуляции в крови не превышает семи дней, после чего они попадают в селезенку и легкие, где разрушаются. Тромбоциты участвуют в свертывании крови, остановке кровотечений, восстановительных процессах и в защите организма благодаря способности фагоцитировать вирусы, иммунные комплексы и неорганические частички.

Остановка кровотечения. У здорового человека кровотечение при ранении мелких сосудов прекращается в течение 1 – 3 мин. Это *первичный гемостаз* (*греч.* haima – кровь, stasis – неподвижность), связанный с сужением сосудов и склеиванием тромбоцитов, которые прилипают к краям раны. При повреждении стенки кровеносного сосуда тромбоциты прилипают к ним и реагируют, в результате чего из тромбоцитов высвобождаются биологически активные вещества, которые вызывают сужение сосудов. При более значительных

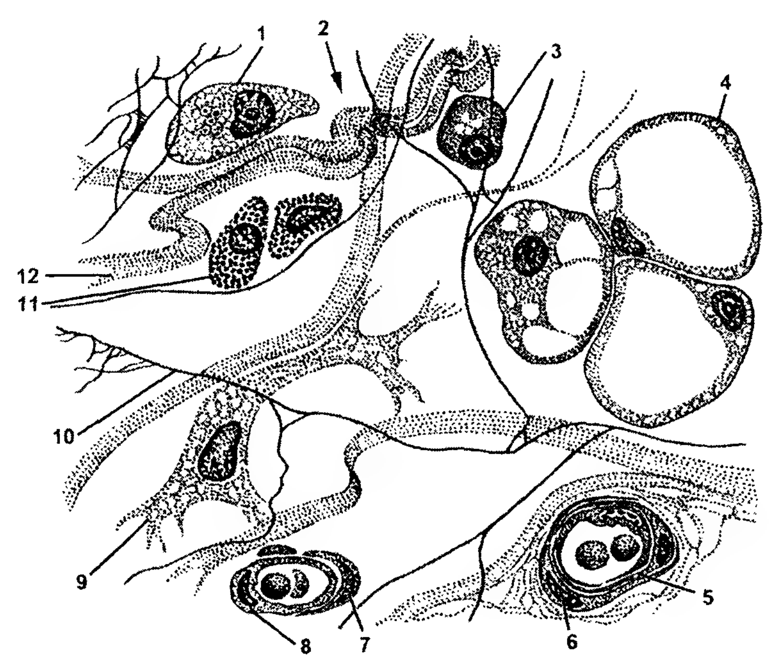


Рис. 116. *Строение рыхлой волокнистой соединительной ткани:*
1 – макрофагоцит; 2 – аморфное межклеточное (основное) вещество; 3 – плазмоцит (плазматическая клетка); 4 – липоцит (жировая клетка); 5 – кровеносный сосуд; 6 – миоцит; 7 – перицит; 8 – эндотелиоцит; 9 – фибробласт; 10 – эластическое волокно; 11 – тканевый базофил; 12 – коллагеновое волокно

повреждениях благодаря сложному процессу *вторичного гемостаза* происходит остановка кровотечения. Под действием ферментативной активности крови, которая получила название «тромбокиназа», белок плазмы протромбин, образующийся в печени, превращается в тромбин, который вызывает переход растворимого плазменного белка фибриногена, также преобразующегося в печени в нерастворимый фибрин. Последний и формирует основную часть тромба.

Рыхлая волокнистая соединительная ткань (РВСТ) располагается преимущественно по ходу кровеносных и лимфатических сосудов, нервов, покрывает мышцы, образует строму (*греч.* stroma – подстилка) – каркас органов, собственную пластинку слизистой оболочки,

наружную оболочку внутренних органов. РВСТ состоит из многочисленных собственных и пришлых клеток: это фибробласты, фиброциты, ретикулярные, перициты, макрофагоциты, тканевые базофилы, плазмоциты, жировые клетки, пигментные, лимфоциты, гранулярные лейкоциты, которые располагаются в межклеточном веществе, представленном коллагеновыми, эластическими, ретикулярными волокнами, погруженными в основное (аморфное) вещество (рис. 116).

Фибробласты (*греч.* fibra – волокно, blastos – зародыш) – основные специализированные фиксированные клетки соединительной ткани, богатые рибосомами, элементами гранулярного ЭР и КГ (рис. 117). Фибробласты синтезируют и секретируют основные компоненты межклеточного вещества: полисахариды, предшественники коллагена и эластина и др. Фибробласты по мере старения превращаются в *фиброциты*, которые весьма слабо синтезируют компоненты межклеточного вещества РВСТ. Фиброциты – многоотростчатые клетки веретенообразной формы, бедные органеллами, образуют трехмерную сеть, в пространствах которой располагаются различные клетки. *Коллагеновые волокна* образованы белком коллагеном. Три полипептидные



Рис. 117. *Ультрамикроскопическая схема строения фибробласта и образования межклеточного вещества:*
1 – фибробласт; 2 – полипептидные цепочки; 3 – молекулы тропоколлагена; 4 – гликозаминогликаны; 5 – полимеризация молекул тропоколлагена; 6 – протофибрилла; 7 – пучок протофибрилл (коллагеновая фибрилла); 8 – молекула эластика; 9 – эластическая фибрилла (по Р. Крстичу, с изменениями)

цепи, скручиваясь, образуют молекулу тропоколлагена. Молекулы тропоколлагена, объединяясь между собой, формируют коллагеновые волокна толщиной в несколько (1 – 20) мкм. И наконец, множество волокон, связываясь между собой, формируют коллагеновые пучки толщиной до 150 мкм. Коллаген имеет спиральное строение, что обеспечивает создание весьма прочных малорастяжимых структур.

Эластические волокна толщиной от 1 до 10 мкм образованы в основном белком эластином, который также синтезируется фибробластами. В отличие от коллагеновых, эластические волокна способны растягиваться в 1,5 раза, после чего возвращаются в исходное состояние. Эластические волокна анастомозируют и переплетаются между собой, образуя сети, окончатые пластины и мембраны.

Тонкие (от 100 нм до 1,5 мкм), разветвленные, малорастяжимые *ретикулярные волокна*, переплетаясь между собой, образуют мелкопетлистую сеть, в ячейках которой расположены клетки. Ретикулярные волокна образуют каркасы органов кроветворения и иммунной системы, печени, поджелудочной железы и других паренхиматозных органов, окружают капилляры, кровеносные и лимфатические сосуды, а также связаны с ретикулярными клетками.

Макрофаг (макрофагоцит). В 1882 г. И. И. Мечников впервые описал фагоцитоз. Вонзая в прозрачное тело личинки морской звезды шип розы, он наблюдал, что через несколько часов шип был окутан слоем «подвижных клеток... Если заноза была предварительно обмазана порошком кармина или краски индиго, то надвинувшиеся клетки оказывались наполненными этими красками... Клетки эти очень прожорливы и вбирают в себя все, что только могут захватить». И. И. Мечников назвал эти клетки макрофагами и указал на их связь с моноцитами крови. В 70-х гг. XX в. сформировалось представление о *системе мононуклеарных фагоцитов* (СМФ), включающей в себя группу клеток, объединенных общностью происхождения (из моноцитов крови), строения и функций (активный фагоцитоз и пиноцитоз).

Особенностью структуры макрофагов является большое количество лизосом в их цитоплазме. Основные функции макрофагов – это участие в естественном, специфическом, противоопухолевом иммунитете и секреции различных биологически активных веществ.

Плазмоциты, или *плазматические клетки,* происходящие из В-лимфоцитов, – белоксинтезирующие клетки, богатые элементами ЭР, располагающиеся вблизи мелких кровеносных сосудов в органах иммунной системы, в слизистой оболочке пищеварительной и дыхательной систем. Они вырабатывают антитела (иммуноглобулины), чем определяется их важнейшая роль в защите организма.

Тучные клетки, или *тканевые базофилы,* очень богаты крупными (до 2 мкм) мембранными гранулами, содержащими биологически активные вещества, гистамин и гепарин, влияющие на кровеносные сосуды.

Ретикулярные клетки – удлиненные многоотростчатые клетки, которые, соединяясь своими отростками, формируют сеть. При неблагоприятных условиях (инфекция, внедрение инородных частиц и т. д.) ретикулярные клетки округляются, отделяются от ретикулярных волокон и становятся способными к фагоцитозу. Ретикулярные клетки и волокна образуют строму органов иммунной системы и кроветворения.

Жировые клетки, или *адипоциты.* Различают два типа жировой ткани: белую и бурую, которые сформированы соответственно белыми или бурыми жировыми клетками. Зрелый *однокапельный адипоцит белой жировой ткани* – крупная (50 – 120 мкм в диаметре) шаровидная клетка, почти полностью занятая каплей жира. Однокапельный адипоцит осуществляет синтез и внутриклеточное накопление липидов в качестве резервного материала. *Многокапельный адипоцит бурой жировой ткани* содержит множество капель жира и большое количество митохондрий.

Перициты окружают кровеносные капилляры, располагаясь кнаружи от эндотелия. Перициты – это отростчатые клетки, соприкасающиеся отростками с каждым эндотелиоцитом. Они передают последним

нервное возбуждение, что способствует накоплению или потере клеткой жидкости. Это приводит к расширению или сужению просвета капилляра.

Пигментные клетки, содержащие пигмент меланин, залегают в эпидермисе, особенно наружных половых органов и околососкового поля, в радужке и собственно сосудистой оболочке глазного яблока, в мягкой мозговой оболочке. На 1 $мм^2$ поверхности кожи приходится 1200 – 1500 пигментных клеток. У представителей черной и желтой рас количество их значительно больше. Цвет глаз зависит от генетически детерминированного количества пигментных клеток в радужке глаза.

В рыхлой волокнистой соединительной ткани находятся также *макрофаги, лимфоциты, зернистые лейкоциты.*

Плотная волокнистая соединительная ткань характеризуется сильным развитием волокнистых структур межклеточного вещества, имеющих в основном веществе упорядоченное направление (оформленная ткань) либо переплетающихся в разных направлениях (неоформленная ткань). Плотная соединительная ткань выполняет в основном опорную функцию.

Плотная оформленная волокнистая соединительная ткань формирует сухожилия, связки, фасции, пластины, эластический конус гортани и ее голосовые связки, желтые связки, выйную связку копытных, входит в состав стенок артерий эластического типа. Главными элементами ее являются тесно прилежащие друг к другу пучки коллагеновых или эластических волокон, между которыми залегают многочисленные фиброциты.

Ткани со специальными свойствами расположены лишь в определенных органах и участках тела и характеризуются особыми чертами строения и своеобразной функцией (жировая, ретикулярная, пигментная).

Жировая ткань выполняет трофическую, депонирующую, формообразующую и терморегулирующую функции. Жировая ткань подразделяется на два типа: *белую*, образованную однокапельными жировыми клетками, и *бурую*, образованную многокапельными.

У человека преобладает белая жировая ткань. Бóльшая часть ее является резервной, это подкожная жировая клетчатка, сальники и др. Количество бурой жировой ткани у человека невелико, она имеется, главным образом, у новорожденного ребенка и расположена в области шеи, в подмышечной ямке, под кожей спины и боковых поверхностей туловища. Бурый цвет обусловлен множеством кровеносных капилляров и митохондрий в клетках. Главная функция ее – теплопродукция. Бурая жировая ткань поддерживает температуру тела животных во время спячки и температуру новорожденных детей.

К соединительным тканям относятся также хрящевая и костная ткани. *Хрящевая ткань*, содержащая 70 – 80% воды, 10 – 15% органических и 4 – 7% неорганических веществ, состоит из хрящевых клеток хондробластов и хондроцитов и основного (хрящевого межклеточного) вещества, находящегося в состоянии геля, в котором имеются соединительнотканные волокна, в основном коллагеновые. Хондроциты располагаются в полостях – лакунах, окруженных межклеточным веществом. Различают три типа хрящевой ткани:

1. *Гиалиновый хрящ*, из которого построены суставные, реберные, эпифизарные хрящи и ряд хрящей гортани; гладкий, блестящий, голубовато-белого цвета (рис. 118).

2. *Эластический хрящ* содержит в хрящевом основном веществе

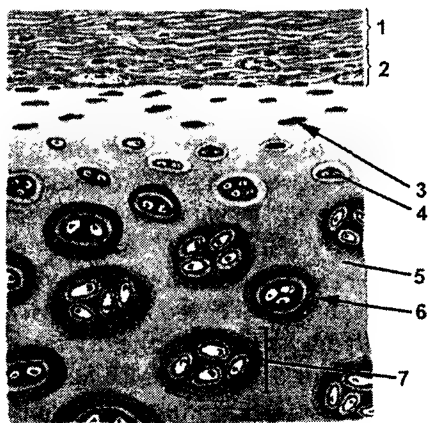


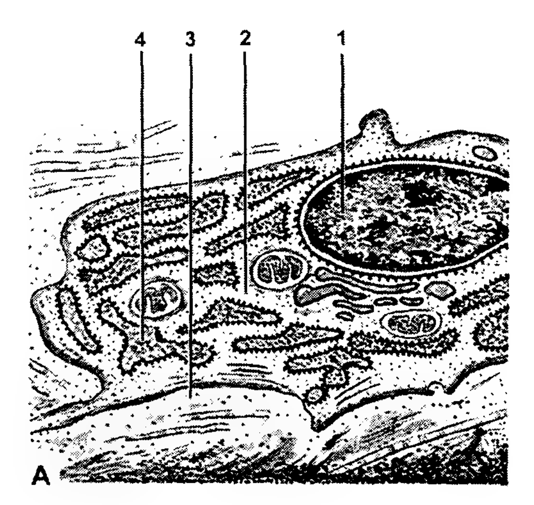
Рис. 118. *Строение гиалинового хряща, покрытого надхрящницей:*
1 – волокнистый слой надхрящницы;
2 – клеточный слой надхрящницы;
3 – молодые хондроциты;
4 – хондроцит в лакуне;
5 – межклеточное вещество (хрящевой матрикс);
6 – интерстициальный рост;
7 – изогенные группы хондроцитов
(по А. Хэму и Д. Кормаку)

многочисленные, сложно переплетающиеся эластические волокна. Он менее прозрачен, желтоватого цвета, отличается упругостью. Из эластического хряща построены клиновидные и рожковидные хрящи гортани, голосовые отростки черпаловидных хрящей, надгортанник, хрящ ушной раковины, хрящевая часть слуховой трубы и наружного слухового прохода. В отличие от гиалинового, эластический хрящ не окостеневает с возрастом.

3. *Волокнистый хрящ*, в основном хрящевом веществе которого содержится большое количество коллагеновых волокон, придающих хрящу повышенную прочность. Из волокнистого хряща построены фиброзные кольца межпозвоночных дисков, суставные диски и мениски, этим хрящом покрыты суставные поверхности в височно-нижнечелюстном и грудино-ключичном суставах.

Костная ткань, отличающаяся особыми механическими свойствами, состоит из костных клеток, замурованных в костное основное вещество, содержащее коллагеновые волокна и пропитанное неорганическими соединениями. Содержание воды в кости достигает 50%. В сухом остатке костной ткани содержится около 33% органических веществ и 67% неорганических соединений, в основном это кристаллы гидроксиапатита.

Подобно хрящу, кость состоит из клеток и межклеточного матрикса. Различают костные клетки двух типов: остеобласты и остеоциты (рис. 119). *Остеобласты* – это многоугольные кубические отростчатые молодые клетки, богатые элементами зернистой эндоплазматической сети, рибосомами, хорошо развитым комплексом Гольджи. Их многочисленные отростки контактируют между собой и с отростками остеоцитов. Остеобласты синтезируют органические компоненты межклеточного вещества (матрикс) и выделяют их из клетки через всю поверхность в различных направлениях, что и приводит к образованию пещер (лакун), в которых они залегают, превращаясь в остеоциты. Органический матрикс кости импрегнируется кристаллами гидроксиапатита $Ca_{10}(PO_4)_6(OH)_2$ и аморфным фосфатом кальция $Ca_3(PO_4)_2$, которые поступают в костную ткань



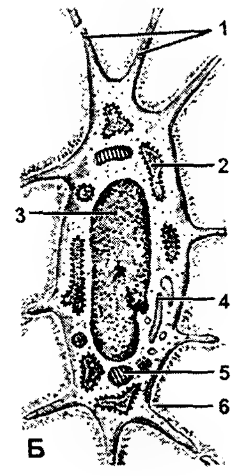


Рис. 119. *Костные клетки:*
А – строение остеобласта: 1 – ядро, 2 – цитоплазма, 3 – остеоид, 4 – развитая гранулярная эндоплазматическая сеть; Б *– строение остеоцита: 1 – отростки остеоцитов, 2 – эндоплазматическая сеть, 3 – ядро, 4 – внутриклеточный сетчатый аппарат, 5 – митохондрия, 6 – остеоидное (необызвествленное) вещество кости по краям лакуны, в которой расположен остеоцит (по В. Г. Елисееву и соавт.)*

из крови через тканевую жидкость. Кристаллы гидроксиапатита окутывают коллагеновые фибриллы и аморфное вещество, а также расположены внутри фибрилл.

Остеоциты – зрелые, многоотростчатые веретенообразные клетки с крупным округлым ядром и малым количеством органелл. Остеоциты располагаются между костными пластинками в лакунах, однако тела клеток не соприкасаются непосредственно с кальцинированным матриксом, будучи окаймленными тонким слоем (1 – 2 мкм) неминерализованной ткани. Очень длинные (до 50 мкм) отростки остеоцитов проходят в канальцах, причем они отделены от кальцифицированного матрикса пространством шириной около 0,1 мкм, в котором циркулирует тканевая жидкость, осуществляющая питание клеток. Расстояние между каждым остеоцитом и ближайшим капилляром не превышает 0,1 – 0,2 мм.

В костной ткани имеется еще одна категория клеток – *остеокласты*, которые не являются костными, а имеют моноцитарное происхождение и относятся

к системе макрофагов. Остеокласты – это крупные многоядерные (5 – 100 ядер) клетки размерами до 190 мкм, которые разрушают кость и хрящ.

Различают два типа костной ткани – *ретикулофиброзную (грубоволокнистую)* и *пластинчатую*. Первая имеется у зародыша человека; у взрослого она располагается в зонах прикрепления сухожилий к костям, в швах черепа после их зарастания.

Пластинчатая кость наиболее распространена в организме. Она образована костными пластинками толщиной от 4 до 15 мкм, которые состоят из остеоцитов и

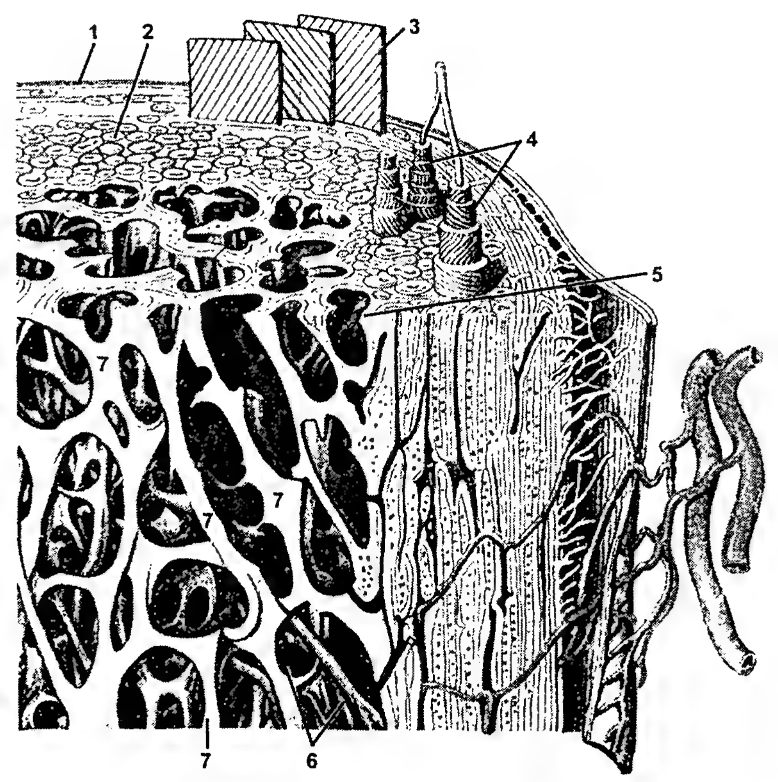


Рис. 120. *Схема строения трубчатой кости:*
1 – волокнистый слой; 2 – камбиальный слой; 3 – слой внутренних общих пластинок; 4 – остеон; 5 – система вставочных пластинок; 6 – слой внутренних общих пластинок; 7– костная трабекула губчатой кости (по В. Баргману)

тонковолокнистого костного основного вещества. Волокна, образующие пластинки, лежат параллельно друг другу и ориентированы в определенном направлении. При этом волокна соседних пластинок разнонаправлены и перекрещиваются почти под прямым углом, что обеспечивает большую прочность кости. В зависимости от расположения костных пластинок различают плотное (компактное) и губчатое костное вещество (трабекулярная кость) (рис. 120). В компактном веществе костные пластинки располагаются в определенном порядке, образуя сложные системы – остеоны. *Остеон – структурная единица кости.* Он состоит из 5 – 20 цилиндрических пластинок, вставленных одна в другую. В центре каждого остеона расположен центральный канал (Гаверсов), в котором проходят кровеносные сосуды. Диаметр остеона 0,3 – 0,4 мм (рис. 121). Каналы остеонов сообщаются между собой

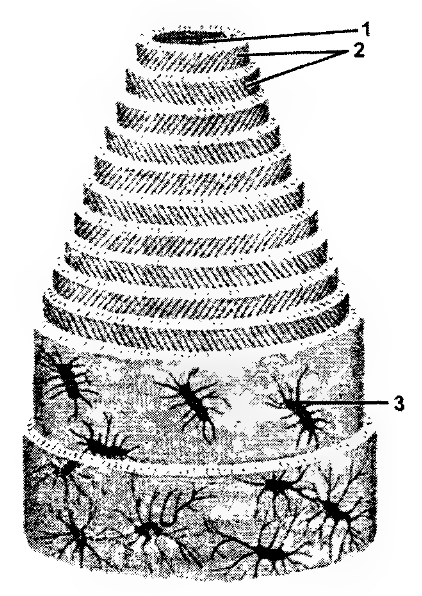


Рис. 121. *Строение остеона в разрезе:*
1 – центральный канал (канал остеона); 2 – пластинки остеона; 3 – костная клетка (остеоцит)

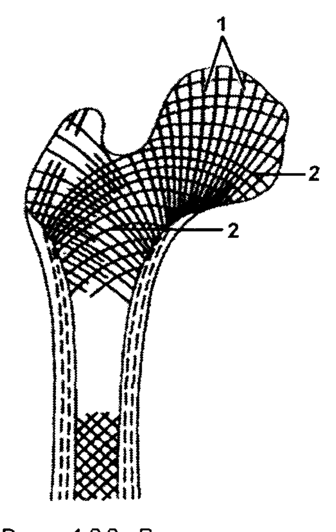


Рис. 122. *Расположение костных перекладин в губчатом веществе кости. Распил верхнего конца бедренной кости во фронтальной плоскости:*
1 – линии сжатия (давления); 2 – линии растяжения

с помощью коротких поперечных каналов. Между остеонами залегают интерстициальные (вставочные, промежуточные) пластинки, кнаружи от них находятся наружные окружающие (генеральные) пластинки, кнутри – внутренние окружающие (генеральные) пластинки.

Губчатое костное вещество представлено костными пластинками и перекладинами (трабекулами), перекрещивающимися между собой и образующими множество ячеек. Направление перекладин совпадает с кривыми сжатия и растяжения, формирующими конструкции в виде сводчатых арок (рис. 122). Такое расположение костных трабекул под углом друг к другу обеспечивает равномерную передачу давления или тяги мышцы на кость. Внутри костей в костно-мозговых полостях и ячейках губчатого вещества находится костный мозг.

МЫШЕЧНАЯ ТКАНЬ

Мышечные ткани осуществляют функцию движения, способны сокращаться. Существуют две разновидности мышечной ткани: исчерченная (скелетная и сердечная) – поперечнополосатая и неисчерченная (гладкая).

Поперечнополосатая скелетная мышечная ткань образована цилиндрическими волокнами длиной от 1 до 40 мм и толщиной до 0,1 мкм (рис. 123). Под плазматической мембраной (сарколеммой) располагается множество

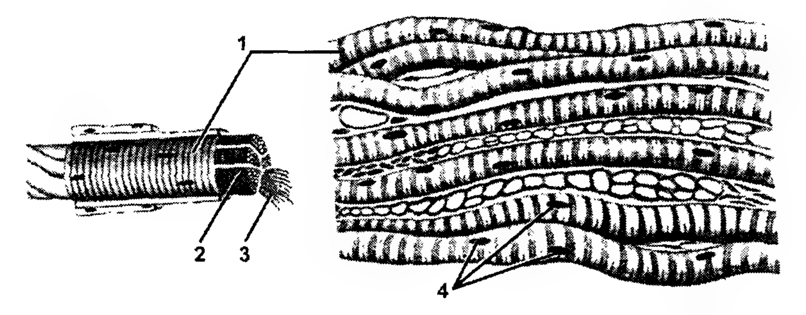


Рис. 123. *Исчерченная (поперечнополосатая) скелетная мышечная ткань:*
1 – мышечное волокно; 2 – сарколемма; 3 – миофибриллы; 4 – ядра

эллипсоидных ядер. Примерно две трети объема волокна занимают цилиндрические миофибриллы, между которыми залегают многочисленные митохондрии. Волокна отличаются поперечной исчерченностью (рис. 124): темные полосы (диск A) чередуются со светлыми (диск I). Диск A разделен светлой зоной (полоса H), диск I – темной линией Z (телофрагма). Миофибриллы содержат сократительные элементы – миофиламенты, среди которых различают толстые (*миозиновые*), занимающие диск A, и тонкие (*актиновые*), лежащие в диске I и прикрепляющиеся к телофрагмам, причем концы их проникают в диск A между толстыми филаментами. Участок миофибриллы, расположенный между двумя телофрагмами, представляет собой *саркомер* – сократительную единицу. На границе между дисками

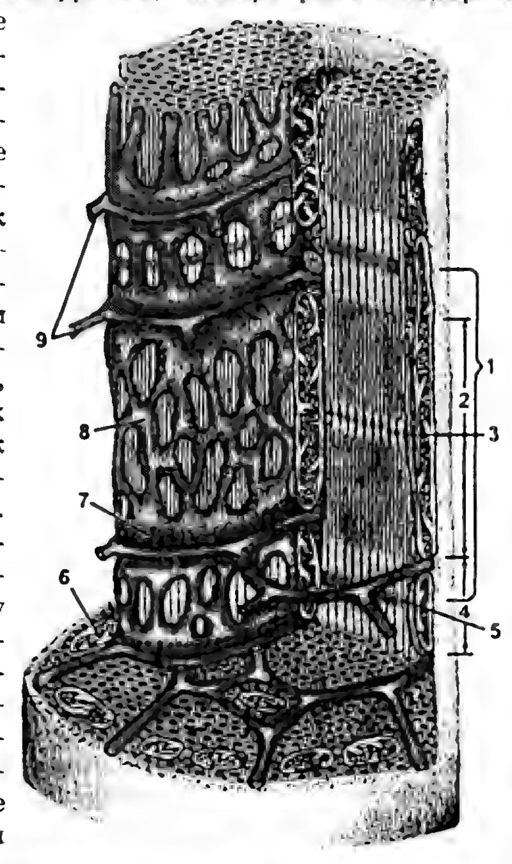


Рис. 124. Объемная схема строения двух миофибрилл поперечнополосатого мышечного волокна:

1 – саркомер; 2 – полоса A (диск A); 3 – линия M (мезофрагма) в середине диска A; 4 – полоса I (диск I); 5 – Z-линия (телофрагма) в середине диска I; 6 – митохондрия; 7 – конечная цистерна; 8 – саркоплазматический ретикулум; 9 – поперечные трубочки (по В. Г. Елисееву и др., с изменениями)

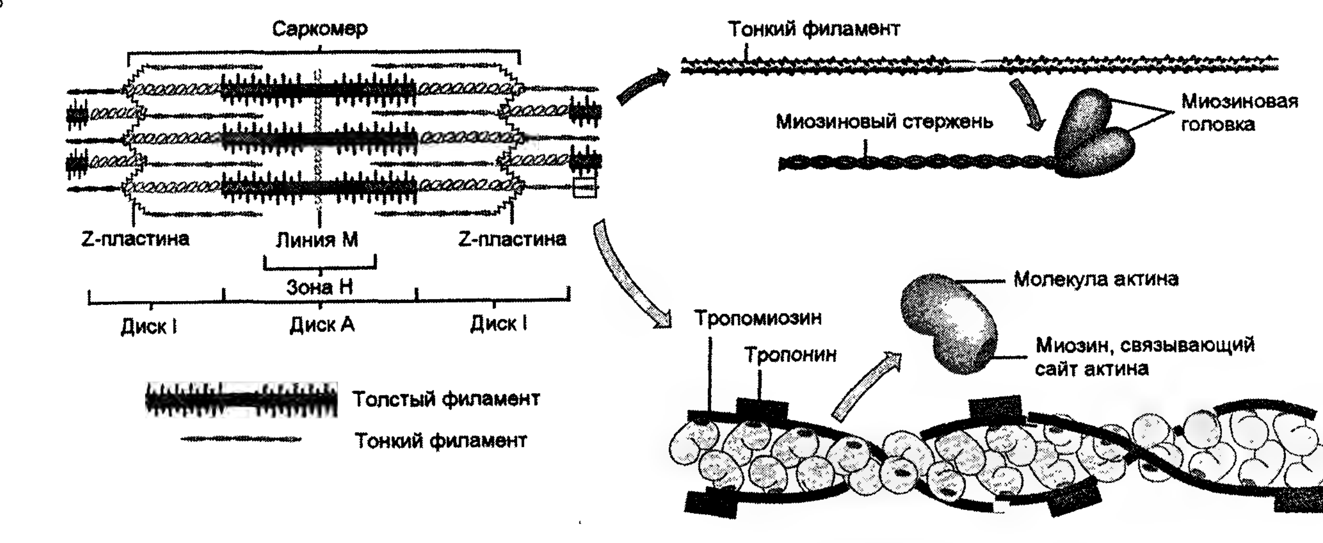


Рис. 125. *Схема строения саркомера*

А и I мембрана волокна впячивается, образуя Т-трубочки, которые разветвляются внутри волокна. В поперечнополосатых мышечных волокнах хорошо развита незернистая цитоплазматическая сеть, которая окружает саркомеры.

Скелетные мышцы иннервируются спинно-мозговыми и черепными нервами. Каждое мышечное волокно иннервируется аксоном или его ветвью. Двигательный аксон несет импульс к сокращению мышцы, при этом он контактирует с сарколеммой, образуя синапсоподобное нервно-мышечное окончание. Нервный импульс передается по Т-трубочкам, а с них на конечные цистерны саркоплазматической сети, вызывая изменение проницаемости последних, что ведет к выходу ионов кальция в цитоплазму. Это приводит к взаимодействию актина с миозином и мышечному сокращению. Согласно теории **Х. Хэксли и Т. Хэнсона**, мышечное сокращение – это результат скольжения тонких (актиновых) филаментов относительно толстых (миозиновых), благодаря чему длина филаментов диска А изменяется, в то время как диск I уменьшается в размерах и исчезает.

В осуществлении мышечного сокращения принимают участие несколько белков: актин, миозин, тропомиозин и тропонин (рис. 125).

Актиновые филаменты (F-актин) образованы двумя скрученными полимерными волокнами, каждое из которых состоит из мономеров глобулярного белка G-актина. Вокрут F-актина обвивается молекула тропомиозина, залегающая в его спиральных желобках. Вдоль F-актина расположены молекулы тропонина, прикрепляющиеся и к тропомиозину. Тропонин состоит из субъединиц Т (связывающей тропомиозин), И (связывающей актин и ингибирующей связывание актина с миозином) и соединенной с ними С (связывающей Ca^{2+}).

Толстые филаменты состоят из молекул миозина, представляющих собой нити, имеющие две шаровидные головки. В молекуле миозина имеются два «шарнира», первый – между гидрофобным «стволом» и гидрофильной «шейкой», другой – между «шейкой» и «головками».

Миозиновые молекулы, соединяясь своими гидрофобными «стволами», образуют стержень толстого миофиламента, из которого выступают «шейки» и «головки», формирующие шесть спиральных рядов. На «головке» миозина имеется специальный участок, связывающий АТФ. Два стержня соединены между собой стволами, образуя участок, лишенный «шеек» и «головок». Каждый миозиновый филамент окружен шестью актиновыми.

В основе мышечного сокращения лежит взаимодействие между актином и миозином. Источником движущейся силы мышечного сокращения является освобождение энергии в результате гидролиза АТФ, катализируемого миозином, который является актин-зависимой АТФ-азой. Этим свойством обладают миозиновые «головки» только при условии их активации Ca^{2+}. Напомним, что благодаря наличию в молекуле миозина двух «шарнирных» устройств «головки» могут сгибаться, прикрепляясь к актину и подтягивая актиновые филаменты на 10 нм. Это возможно благодаря тому, что белок а-актинин, расположенный в области линии Z, закрепляет концы тонких (актиновых) миофиламентов.

Поперечнополосатая сердечная мышечная ткань, которая по строению и функции отличается от скелетных мышц, состоит из кардиомиоцитов, образующих соединяющиеся друг с другом комплексы. По своему строению сердечная мышечная ткань похожа на скелетную (поперечнополосатая исчерченность), однако сокращения сердечной мышцы не подконтрольны сознанию человека, она иннервируется вегетативной нервной системой.

Кардиомиоциты – клетки неправильной цилиндрической формы длиной 100 – 150 мкм и диаметром 10 – 20 мкм (рис. 126). В световом микроскопе видны многочисленные анастомозы, ветвления пучков кардиомиоцитов, формирующих сети. Это связано с тем, что отдельные клетки соединяются между собой нерегулярно.

Каждый кардиомиоцит имеет 1 – 2 овальных удлиненных ядра, лежащих в центре и окруженных миофибриллами, расположенными по периферии строго прямолинейно. На обоих полюсах ядра видны удлиненные

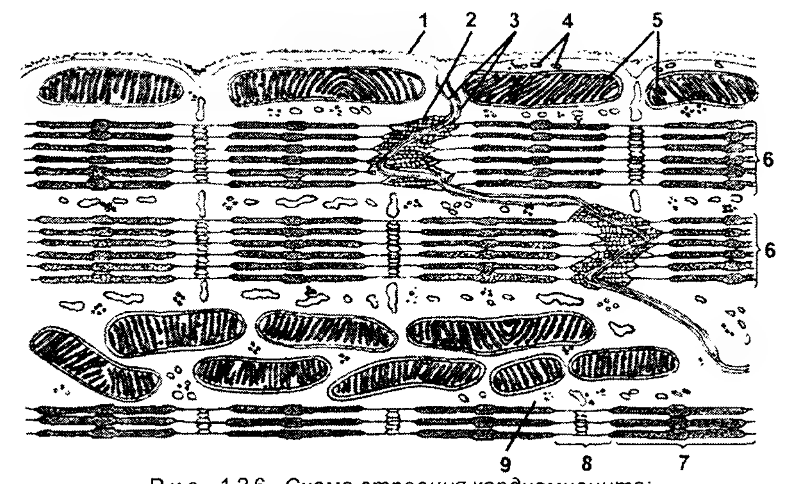


Рис. 126. *Схема строения кардиомиоцита:*
1 – базальная оболочка мышечного волокна; 2 – вставочный диск; 3 – окончание миофибрилл на цитолемме; 4 – эндоплазматическая сеть; 5 – митохондрии; 6 – миофибриллы; 7 – диск А (анизотропный диск); 8 – диск I (изотропный диск); 9 – саркоплазма (по Ф. Шестранду)

зоны цитоплазмы, лишенной миофибрилл. Весьма характерны контакты двух соседних кардиомиоцитов, имеющих вид извилистых темных полосок, вставочных дисков, которые активно участвуют в передаче возбуждения от клетки к клетке. С помощью дисков кардиомиоциты соединяются друг с другом. Клетки богаты митохондриями. Сарколемма кардиомиоцитов толщиной около 9 нм имеет множество микропиноцитозных инвагинаций, пузырьков.

Строение миофибрилл аналогично таковому скелетных мышц. Однако, в отличие от последних, между миофибриллами кардиомиоцитов нет столь четких границ. По периферии клетки и между митохондриями находится множество частичек гликогена и элементов гладкого эндоплазматического ретикулума. В кардиомиоцитах имеется очень большое количество крупных митохондрий с хорошо развитыми кристами, которые располагаются группами между миофибриллами. На уровне Z-линий плазмалемма кардиомиоцитов также формирует Т-трубочки, вблизи которых сосредоточены скопления цистерн гладкого эндоплазматического ретикулума. Однако триады выражены менее четко, чем в скелетных мышцах.

Кардиомиоциты соединены между собой *вставочными дисками*, которые на продольном разрезе имеют вид ступенек. Поперечные перекладины этих ступенек имеют отростки различной длины, между которыми находятся инвагинации. В этих участках кардиомиоциты соединяются между собой наподобие зубчатых швов черепа, а плазмалеммы соседних клеток соединены между собой с помощью десмосом, лентовидных поясков или пятен сцепления, к которым с обеих сторон прикрепляются актиновые филаменты. Поперечные участки расположены на месте Z-линий. На участках вставочного диска, лежащих параллельно продольной оси кардиомиоцита (вертикальные линии ступенек), находятся лентовидные десмосомы (пояски сцепления, к ним, возможно, прикрепляются актиновые филаменты) и щелевидные контакты, не связанные с миофиламентами. Через нексусы (щелевидные контакты) осуществляются передача нервного возбуждения и обмен ионами между клетками.

НЕРВНАЯ ТКАНЬ

Нервная ткань образует центральную нервную систему (головной и спинной мозг) и периферическую (нервы с их концевыми приборами, нервные узлы). Нервная ткань состоит из нейронов и нейроглии. *Нейрон* с отходящими от него отростками является структурно-функциональной единицей нервной системы. Основная функция нейрона – это получение, переработка, проведение и передача информации, закодированной в виде электрических или химических сигналов. В связи с необходимостью проведения информации (иногда на дальние расстояния) каждый нейрон имеет отростки. Один или несколько отростков, по которым нервный импульс приносится к телу нейрона, называется *дендритом*. Единственный отросток, по которому нервный импульс направляется от клетки, – это *аксон*. *Нервная клетка динамически поляризована, т. е. способна пропускать импульс только в одном направлении, от дендрита к телу клетки, где информация обрабатывается, и далее к аксону.*

Как правило, нейроны – одноядерные клетки; сферическое ядро диаметром около 18 мкм в большинстве нейронов расположено центрально (рис. 127). Основной особенностью строения нейронов является наличие многочисленных нитей (нейрофибрилл) и скоплений вещества Ниссля, богатого РНК, которое представляет собой группы параллельных цистерн зернистой цитоплазматической сети и полирибосомы, располагающиеся по всей цитоплазме клетки и в дендритах (отсутствуют в аксоне). Нейрофибриллы формируют в клетке густую трехмерную сеть, они пронизывают и отростки.

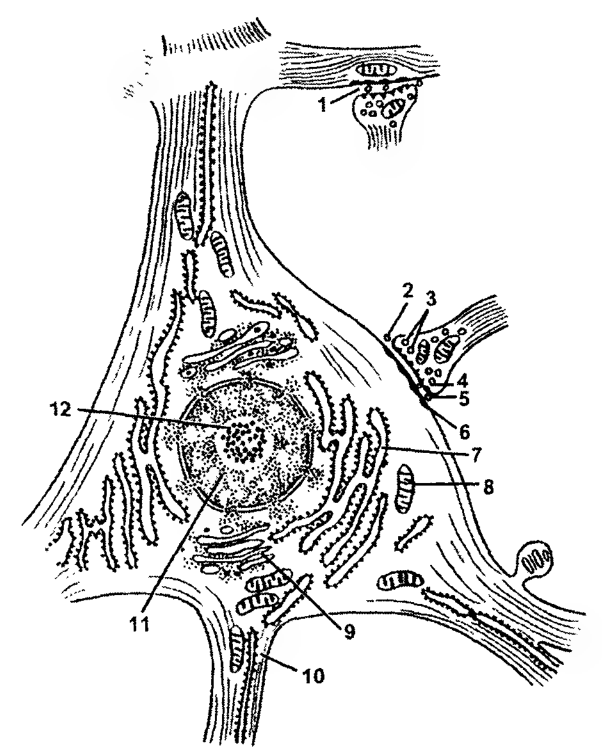


Рис. 127. *Схема ультрамикроскопического строения нервной клетки:*
1 – аксонодендрический синапс; 2 – аксоносоматический синапс; 3 – пресинаптические пузырьки; 4 – пресинаптическая мембрана; 5 – синаптическая щель; 6 – постсинаптическая мембрана; 7 – эндоплазматическая сеть; 8 – митохондрия; 9 – комплекс Гольджи; 10 – нейрофибриллы; 11 – ядро; 12 – ядрышко

Нейроны воспринимают, проводят и передают информацию, закодированную в виде электрических и химических сигналов. Заряженные молекулы или атомы называются ионами. Натрий, калий, кальций и магний – положительные ионы; хлор, фосфат, остатки некоторых кислот (например, угольной), крупные ионы белков – отрицательные. Во внеклеточной жидкости положительные и отрицательные ионы находятся в равных соотношениях. Внутри клеток преобладают отрицательно заряженные ионы, чем обусловлен общий отрицательный заряд клетки. Калий – внутриклеточный ион, его концентрация в нервных и мышечных клетках в 20 – 100 раз выше, чем вне клетки, натрий – внеклеточный ион, внутриклеточная его концентрация в клетке в 5 – 15 раз ниже внеклеточной. И наоборот, внутриклеточная концентрация Cl в 20 – 100 раз ниже внеклеточной.

По обе стороны мембраны нервных и мышечных клеток, между внеклеточной и внутриклеточной жидкостями существует мембранный потенциал – разность потенциалов, его величина – 80 мВ. Это связано с избирательной проницаемостью плазматической мембраны для различных ионов. K^+ легко диффундирует через мембрану. В связи с его высоким содержанием в клетке он выходит из нее, вынося положительный заряд. Возникает мембранный потенциал. Мембранный потенциал клетки, находящейся в состоянии покоя, называется *потенциалом покоя* (рис. 128).

Когда нервная или мышечная клетка активизируется, в ней возникает потенциал действия – быстрый сдвиг мембранного потенциала в положительную сторону. При этом в определенном участке мембраны в ответ на раздражение клетка начинает терять свой отрицательный заряд и Na^+ устремляется в клетку, в результате чего на 1/1000 с на этом участке возникает деполяризация, внутри клетки возникает положительный заряд – *потенциал действия,* или нервный импульс (см. рис. 128). Таким образом, *потенциал действия – это проникновение потока ионов Na^+ через мембрану в клетку.* K^+, содержащийся в большом количестве внутри клетки

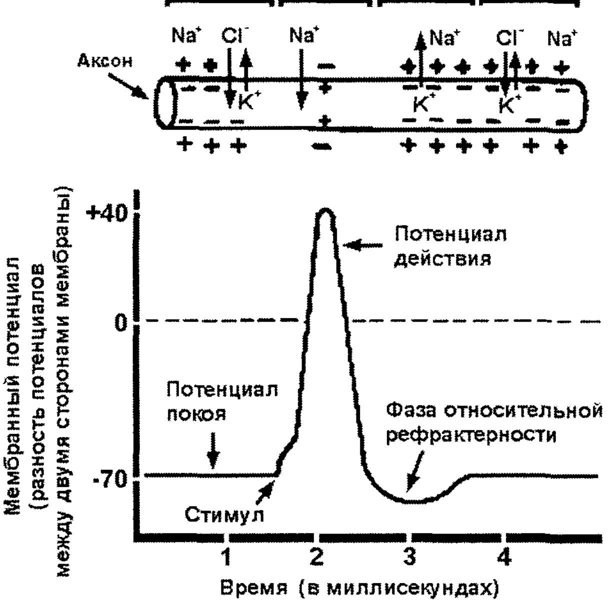


Рис. 128. *Потенциал действия. Развитие потенциала действия, сопровождающееся изменением электрического напряжения (от - 70 до + 40 мВ), обусловлено восстановлением равновесия между положительными и отрицательными ионами по обе стороны мембраны, проницаемость которой на короткое время увеличивается (по Ж. Годфруа)*

и обладающий высокой проницаемостью, начинает покидать клетку. Это приводит к восстановлению в ней отрицательного заряда. Движение ионов, возникающее вблизи деполяризированного участка, приводит к деполяризации следующего участка мембраны, поэтому нервный импульс распространяется по нейрону.

Нейроны, которые передают возбуждение от точки восприятия раздражения в центральную нервную систему и далее к рабочему органу, связаны между собой с помощью множества межклеточных контактов – *синапсов* (*греч.* synapsys – связь), передающих нервный импульс от одного нейрона к другому (рис. 129, 130). В синапсах происходит преобразование электрических сигналов в химические и обратно – химических в электрические.

Синапсы, в которых передача осуществляется с помощью биологически активных веществ, называются химическими, а вещества, осуществляющие передачу, — *нейромедиаторами* (*лат.* mediator – посредник). Роль медиаторов выполняют норадреналин, ацетилхолин, серотонин, дофамин и др. Импульс поступает в синапс по пресинаптическому окончанию, которое ограничено пресинаптической мембраной (пресинаптической частью) и воспринимается постсинаптической мембраной (постсинаптической частью). Между мембранами расположена синаптическая щель. В пресинаптическом окончании имеется множество митохондрий и пресинаптических пузырьков, содержащих медиатор. Нервный импульс, поступающий в пресинаптическое окончание, вызывает освобождение в синаптическую щель медиатора. Молекулы медиаторов реагируют со специфическими рецепторными белками клеточной мембраны, меняя ее проницаемость для определенных ионов, что приводит к возникновению потенциала действия (см. рис. 130). Наряду с химическими имеются электротонические синапсы, в которых передача импульсов происходит непосредственно биоэлектрическим путем между контактирующими клетками.

Рис. 129. *Схема строения синапса:*
А – пресинаптическая часть;
Б – постсинаптическая часть;
1 – гладкая эндоплазматическая сеть;
2 – нейротрубочка; 3 – синаптические пузырьки; 4 – пресинаптическая мембрана с гексагональной сетью;
5 – синаптическая щель;
6 – постсинаптическая мембрана;
7 – зернистая эндоплазматическая сеть; 8 – нейрофиламенты;
9 – митохондрия

Нервные волокна представляют собой отростки нервных клеток вместе с покрывающими их оболочками. Они подразделяются на миелиновые и безмиелиновые (рис. 131). *Безмиелиновые нервные волокна* образованы одним или несколькими отростками нервных клеток (осевыми цилиндрами), каждый из которых погружен в тело Шванновской клетки (клетка глии), прогибая ее цитоплазматическую мембрану так, что между мембранами осевого цилиндра и Шванновской клетки имеется пространство. Скорость проведения нервного импульса по безмиелиновому волокну менее 1 м/с.

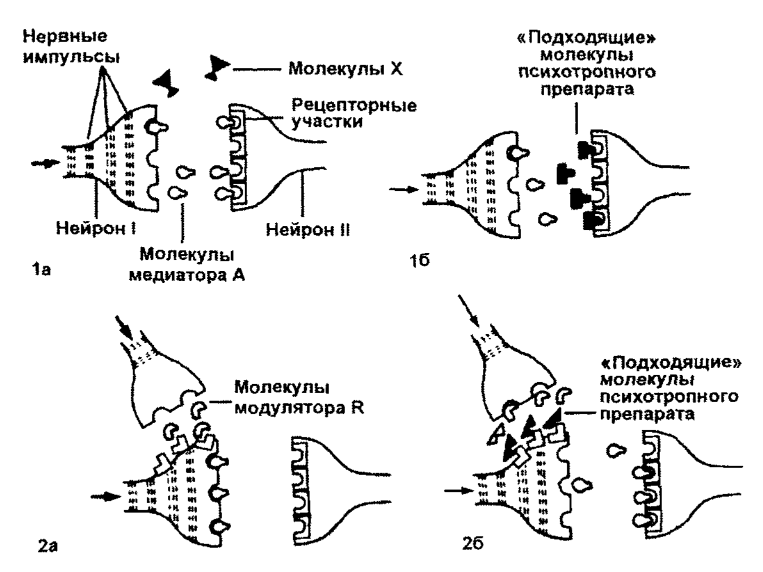


Рис. 130. *Схема синаптической передачи:*

1а. Медиатор А, молекулы которого освобождаются из пресинаптического полюса, связываются специфическими рецепторами постсинаптической мембраны. Молекулы X, которые по своей конфигурации не подходят к этим рецепторам, не могут их занять и потому не вызывают каких-либо синаптических эффектов;

1б. Молекулы М (например, молекулы некоторых психотропных препаратов) сходны по своей конфигурации с молекулами нейромедиатора А и поэтому могут связываться с рецепторами для этого медиатора, таким образом мешая ему выполнять свои функции;

2а и 2б. Некоторые вещества, называемые нейромодуляторами, способны воздействовать на окончание аксона, облегчая или подавляя высвобождение нейромедиатора (по Ж. Годфруа)

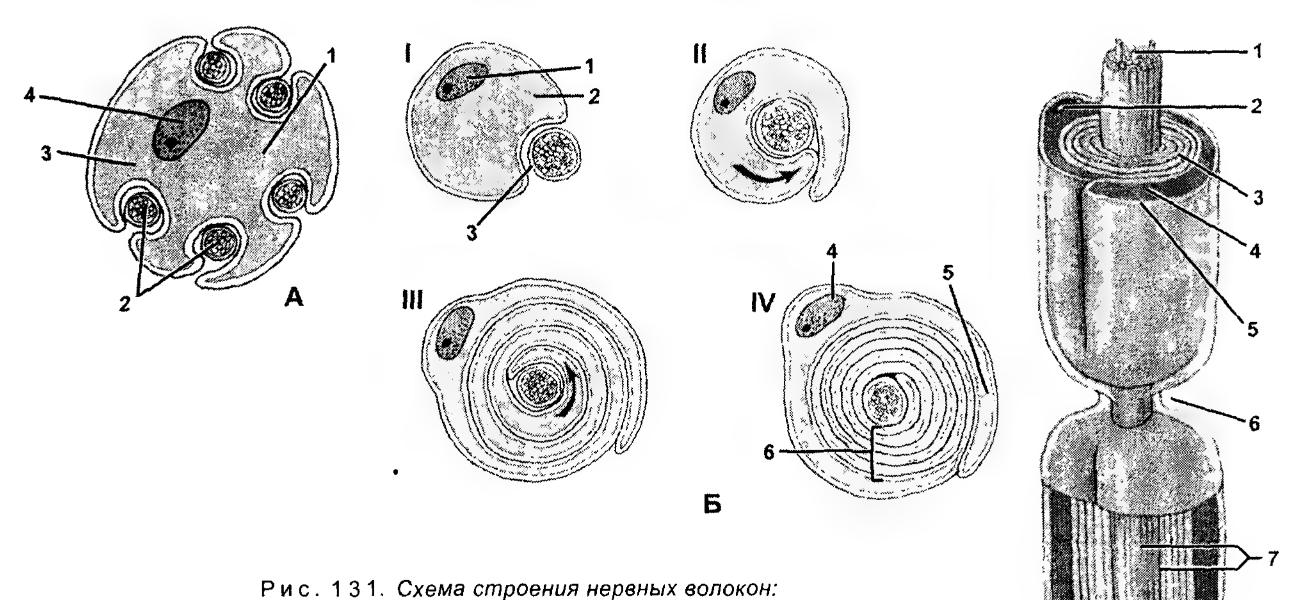


Рис. 131. *Схема строения нервных волокон:*

А – безмиелиновые волокна: 1 – Шванновская клетка, 2 – нервные волокна, 3 – цитоплазма, 4 – ядро; Б – образование миелина: I, II, III, IV – этапы образования миелиновой оболочки вокруг нервного волокна, 1 – ядро, 2 – цитоплазма, 3 – аксон, 4 – ядро Шванновской клетки, 5 – плазматическая мембрана Шванновской клетки, 6 – миелин; В – строение миелинового волокна: 1 – нейрофибриллы, 2 – ядро Шванновской клетки, 3 – миелин, 4 – цитоплазма Шванновской клетки, 5 – плазматическая мембрана Шванновской клетки, 6 – перехват Ранвье (граница между двумя Шванновскими клетками), 7 – аксон

Миелиновые нервные волокна образованы одним осевым цилиндром, окруженным муфтой из Шванновских клеток. Миелиновый слой представляет собой многократно спирально закрученную вокруг осевого цилиндра Шванновскую клетку. Скорость проведения импульса по миелиновому волокну 70 – 100 м/с.

В нервной системе существуют два вида синапсов: возбуждающие и тормозящие. В возбуждающих синапсах одна клетка вызывает активизацию другой. При этом возбуждающий медиатор вызывает деполяризацию – поток ионов Na^+ устремляется в клетку. В тормозящих синапсах одна клетка тормозит активизацию другой. Это связано с тем, что тормозящий медиатор вызывает устремление потока отрицательно заряженных ионов в клетки, поэтому деполяризации не происходит.

В зависимости от функции выделяют три основных типа нейронов:

1. *Чувствительные, рецепторные, или афферентные, нейроны* (*лат.* afferens – приносящий). Как правило, эти клетки имеют два вида отростков. Дендрит следует на периферию и заканчивается чувствительными окончаниями – рецепторами, которые воспринимают внешнее раздражение и трансформируют его энергию в энергию нервного импульса; второй – одиночный аксон направляется в головной или спинной мозг. В зависимости от локализации различают несколько типов рецепторов: 1) *экстерорецепторы*, воспринимающие раздражения внешней среды, расположены в коже, слизистых оболочках и органах чувств; 2) *интерорецепторы*, получающие раздражение, главным образом, при изменениях химического состава внутренней среды и давления, расположены в сосудах, тканях и органах; 3) *проприорецепторы* заложены в мышцах, сухожилиях, связках, фасциях, надкостнице, суставных капсулах.

2. *Эфферентные*. Тела эфферентных (*эффекторных, двигательных или секреторных*) нейронов

(*лат.* efferens – выносящий) находятся в ЦНС (или в симпатических и парасимпатических узлах). Их аксоны идут к рабочим органам (мышцам или железам). Различают два вида рабочих, или исполнительных, органов: анимальные – поперечнополосатые (скелетные) мышцы и вегетативные – гладкие мышцы и железы. Соответственно этому имеются нервные окончания аксонов эфферентных нейронов двух типов: двигательные и секреторные. Первые (моторные) оканчиваются на мышечных волокнах, образуя бляшки, которые в поперечнополосатых мышцах представляют аксомышечные синапсы. Нервные окончания неисчерченной (гладкой) мышечной ткани образуют вздутия, в которых также содержатся синаптические пузырьки. Секреторные окончания контактируют с железистыми клетками.

3. *Вставочные нейроны* передают возбуждение с афферентного на эфферентный нейрон.

Бо́льшая часть клеток человека постоянно обновляется; так, продолжительность жизни эритроцитов 120 дней, печеночных клеток – 480 дней, кишечного эпителия – 3 – 5 дней. Последние обновляются со скоростью 1 млн клеток в минуту. Нервные клетки и мышечные волокна не делятся после рождения.

Нервная, мышечная ткани и железистый эпителий относятся к **возбудимым тканям**, которые в ответ на воздействие стимула (раздражителя) переходят из состояния покоя в состояние возбуждения. При этом возбуждение, возникающее в одном участке мышечного или нервного волокна, быстро передается на соседние участки этого волокна, а также с нервного волокна на другие через синапс или с нервного волокна на иннервируемую ими структуру. **Возбудимость** – это способность клеток воспринимать изменения внешней среды и отвечать на них реакцией возбуждения. **Проводимость** – способность тканей проводить возбуждение. Мышечные ткани обладают **сократимостью**, т. е. способностью отвечать сокращением на раздражение.

ОРГАНЫ, СИСТЕМЫ И АППАРАТЫ ОРГАНОВ

Ткани образуют органы. Каждый *орган* отличается свойственной лишь ему формой и строением, приспособленными к выполнению определенной функции, и содержит все виды тканей, однако одна из них является основной, «рабочей», выполняющей главную функцию органа. Так, например, в печени, легких, почках, железах – это эпителиальная. В кости основная ткань – соединительная (костная), в мозге – нервная. Соединительная ткань выполняет в каждом органе опорную, механическую, трофическую функции, образует соединительнотканный каркас органа, его строму. Мышечная ткань участвует в образовании стенок кровеносных, лимфатических сосудов, пищеварительной системы, воздухоносных и мочевыводящих путей. Нервная ткань представлена в виде нервов (и их разветвлений), иннервирующих орган, нервных узлов, лежащих в стенках органов или возле них.

Органы анатомически и функционально объединяются в системы органов. Система – это ряд органов, имеющих общий план строения, единство происхождения и выполняющих одну большую функцию (например, пищеварения, дыхания). В организме человека выделяют следующие системы органов: *пищеварения (пищеварительную), дыхания (дыхательную), мочевыделительную, половую, нервную, кровеносную, лимфатическую и иммунную (органы кроветворения и иммунной системы), органы чувств (сенсорные системы).* Некоторые органы объединяются по функциональному признаку в аппараты: они зачастую имеют различное строение и происхождение, могут быть не связаны анатомически, но их объединяет участие в выполнении общей функции (например, *опорно-двигательный, эндокринный аппараты*), либо эти органы различны по своим функциональным задачам, но связаны единым происхождением (*мочеполовой аппарат*).

В организме человека выделяют *сому* (*греч*. soma – тело), это кожа, кости, соединения костей, мышцы, образующие вместилища, *полости*, и *внутренности*, расположенные внутри полостей. К соме и внутренностям подходят и разветвляются в них кровеносные сосуды и нервы.

Основные принципы строения тела человека – это полярность (различное строение и функция полюсов), сегментарность (более четко сохранилась у человека лишь в области туловища), двусторонняя симметрия (сходство сторон, однако не абсолютное) и корреляция (соотношение между отдельными частями).

Анатомия человека традиционно называется нормальной анатомией. Каждый человек неповторим и отличается от другого только ему присущими особенностями, и вместе с тем все люди принадлежат к одному виду и обладают одинаковым планом строения. **Понятие «норма» отражает здоровое, реальное состояние человека. Нормальным следует считать такое строение (состояние) организма, органа, при котором функция их не нарушается.** Норма характеризуется наличием индивидуальной изменчивости *(варианты нормы)*. Приведем пример. Положение слепой кишки у взрослого человека варьирует, она лежит на различной высоте между двумя полярными типами – в правой повздошной ямке или под печенью. Все это варианты нормы. А вот обратное расположение внутренностей, при котором слепая кишка и печень расположены слева, а желудок, селезенка и сигмовидная ободочная кишка – справа, является аномалией. *Аномалии* – это отклонения от общей закономерности, выходящие за границы нормы.

➲ Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Дайте определение ткани.
2. Какие виды эпителия вам известны, в каких органах они встречаются?

3. Чем отличается железистый эпителий от покровного?

4. Дайте характеристику экзокринных желез по структуре начального отдела.

5. Перечислите разновидности соединительной ткани, дайте каждой из них морфологическую характеристику.

6. Какие разновидности соединительной ткани относят к специализированным тканям?

7. Какие виды клеток встречаются в рыхлой волокнистой соединительной ткани?

8. Назовите клетки костной ткани и дайте им анатомическую характеристику.

9. К какому виду тканей относятся кровь и лимфа? На каком основании?

10. Назовите строение клеток крови и их функции.

11. Опишите группы крови человека и резус-фактор. Каково их значение?

12. Перечислите виды мышечной ткани, охарактеризуйте их.

13. Что такое нервная клетка? Какие части у нее выделяют?

14. Что представляет собой потенциал покоя и потенциал действия?

15. Каково строение и функция синапсов?

16. Чем отличаются миелиновые волокна от безмиелиновых?

17. Какие типы нейронов в зависимости от их функций вы знаете?

18. Дайте определение органу, системе органов, аппарату органов.

19. Опишите строение органа.

20. Охарактеризуйте возбудимость, проводимость и сократимость.

ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ, РОСТА И СТРОЕНИЯ ЧЕЛОВЕКА

Закономерности строения тела человека обусловлены его эмбриональным развитием. Исходя из этого *необходимо ознакомиться с основными этапами развития человеческого зародыша.*

Зародыш (эмбрион) – организм, развивающийся внутри яйцевых оболочек или в теле матери на ранних стадиях развития, начинающихся зачатием и завершающихся вылуплением из яйца, или рождением. В акушерстве зародышем называют организм лишь в течение 8 недель, когда происходят основные изменения его строения (эмбриональный период). Остальная, бóльшая часть внутриутробного развития, с 9-й по 38 – 39-ю недели, называется *плодным*, или *фетальным*, *периодом*, а сам организм – плодом (fetus).

Оплодотворение яйцеклетки происходит в маточной трубе, после чего возникает качественно новая структура: одноклеточный зародыш – зигота. Оплодотворение – видоспецифичный процесс, через прозрачную зону яйцеклетки может пройти только сперматозоид того же вида, что и яйцеклетка. Перед оплодотворением сперматозоид подвергается сложному и пока не расшифрованному процессу капацитации под влиянием секрета женских половых путей. Лишь после этого сперматозоид связывается с гликопротеидом прозрачной зоны, что инициирует акросомальную реакцию. В результате акросомальной реакции выделяется содержимое акросомы, которое лизирует прозрачную зону. Пройдя через нее, сперматозоид контактирует с плазматической мембраной яйцеклетки боковой поверхностью своей головки. Мембраны обеих гамет сливаются, после чего сливаются ядра, образуя диплоидное ядро. *Сперматозоид не только вносит свою ДНК в клетку, но и активирует метаболизм.* После оплодотворения содержимое кортикальных гранул высвобождается, изменяется конфигурация гликопротеинов прозрачной зоны и мембрана яйцеклетки становится непроницаемой для других сперматозоидов. В первые дни после

оплодотворения развитие зародыша происходит в маточной трубе. В результате *дробления зиготы*, которое длится 3 – 4 дня и происходит в полости маточной трубы, образуется *бластула* (*греч.* blastos – росток) – пузырек, в котором различают заполненную жидкостью полость – *бластоцель* (*греч.* koilos – полый), окруженную многочисленными клетками – *бластомерами* (*греч.* meros – доля) двух видов: крупных темных и мелких светлых. Из последних формируется стенка пузырька – *трофобласт* (*греч.* trophe – питание), дающий в дальнейшем начало внешнему слою оболочек зародыша. Скопление более крупных бластомеров получило название *эмбриобласта* – «зачатка зародыша» (*греч.* embryon – зародыш), который прилежит к трофобласту изнутри, образуя *зародышевый узелок* (рис. 132). Из него развиваются зародыш и внезародышевые части (кроме трофобласта). *Зародыш, имеющий вид пузырька, на 6 – 7-й день беременности внедряется (имплантируется) в слизистую оболочку матки.* Вначале дефект эндометрия закрывается коагуляционной фибриновой пробкой, затем эпителий регенерирует и зародыш оказывается внутри функционального слоя эндометрия. На 2-й неделе развития эмбриобласт расщепляется на две пластинки, между которыми образуется щель – будущий амниотический пузырек *(первая стадия гаструляции)*. Одна из пластинок, образованная высокими призматическими клетками, прилежащая к трофобласту, образует *эпибласт*, дающий начало *эктодермальной пластинке* (*греч.* ektos – вне, derma – кожа) – наружный зародышевый листок. Вторая пластинка – *гипобласт*, образованный слоем кубических клеток, из которых формируется *энтодерма*. Края энтодермы разрастаются, соединяются между собой и образуют *желточный пузырек*, а эктодермальная пластинка формирует *амниотический пузырек*.

С 15 – 17-го дня развития (3-я неделя беременности) начинают развиваться трехслойный зародыш и осевые органы *(вторая стадия гаструляции)*. Из трех слоев зародыша развиваются все ткани будущего организма. Клетки наружной (эктодермальной) пластинки зародышевого щитка смещаются к заднему его концу,

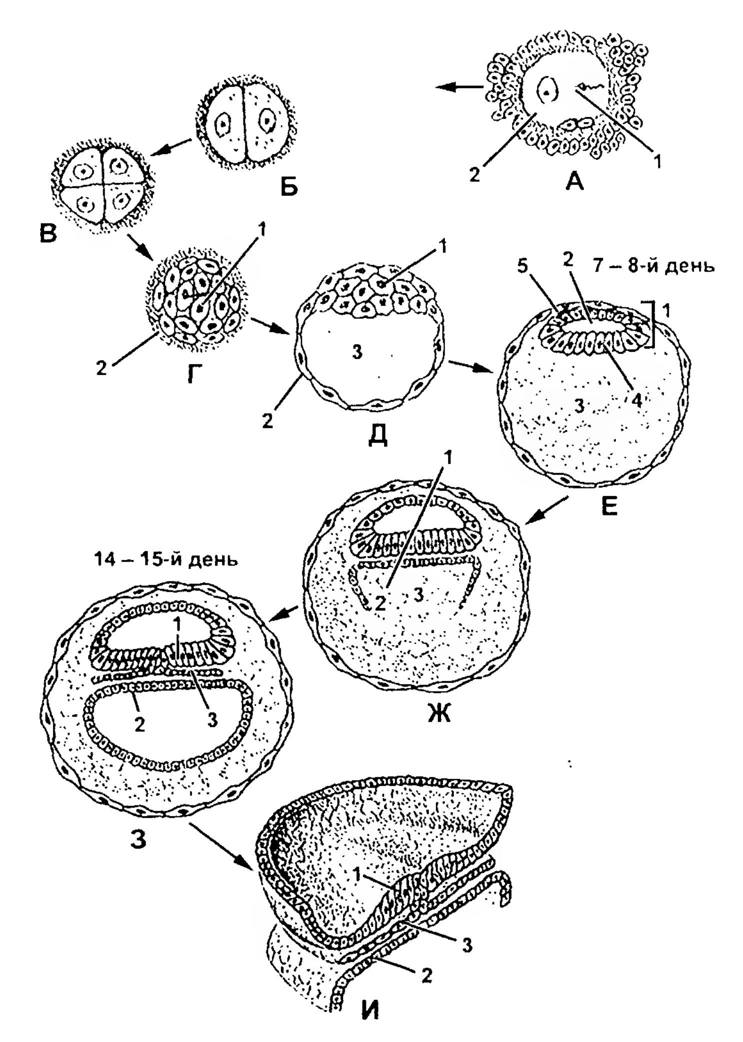


Рис. 132. *Дробление зиготы и образование зародышевых листков:*

А – оплодотворение: 1 – сперматозоид, 2 – яйцеклетка; Б, В – дробление зиготы; Г – морулобластула: 1 – эмбриобласт, 2 – трофобласт; Д – бластоциста: 1 – эмбриобласт (зародышевый узелок), 2 – трофобласт, 3 – полость амниона; Е – бластоциста: 1 – эмбриобласт, 2 – полость амниона, 3 – бластоцель, 4 – эмбриональная энтодерма, 5 – амниотический эпителий; Ж, З, И: 1 – эктодерма, 2 – энтодерма, 3 – мезодерма (по Р. Крстичу, с изменениями)

в результате чего возникает утолщение – *первичная полоска*, направленная кпереди. Краниальная часть первичной полоски имеет небольшое возвышение – *первичный (гензеновский) узелок*, а сама полоска по срединной линии слегка вогнута *(первичная бороздка)*. Клетки эктодермальной пластинки, лежащие впереди первичного узелка, погружаются в промежуток между наружной (эктодермальной) и внутренней (энтодермальной) пластинками, образуя *хордальный (головной) отросток*, который дает начало спинной струне – *хорде* (*греч*. chorde – струна). Клетки первичной полоски, прорастая по обе стороны между наружной и внутренней пластинками зародышевого щитка и вперед по бокам от хорды, образуют средний зародышевый листок – *мезодерму*. Зародыш становится трехслойным. На 3-й неделе развития из эктодермы начинает формироваться *нервная трубка*. От задней части внутренней (энтодермальной) пластинки во внезародышевую мезодерму *(амниотическую ножку)* впячивается *аллантоис* (*греч*. allantoides – колбасовидный). По ходу аллантоиса от зародыша через амниотическую ножку к ворсинкам хориона прорастают кровеносные (пупочные) сосуды.

На 3 – 4-й неделе развития тело зародыша обособляется от внезародышевых органов (желточного мешка, аллантоиса, амниотической ножки). Зародышевый щиток изгибается и становится выпуклым, формирующаяся глубокая продольная борозда – *туловищная складка* – отграничивает его края от амниона. Тело зародыша из плоского щитка превращается в объемное, эктодерма покрывает зародыш со всех сторон, а энтодерма, оказавшаяся внутри тела зародыша, свертывается в трубку – зачаток будущей кишки. Узкое отверстие, сообщающее эмбриональную кишку с желточным мешком и образующими его элементами, в дальнейшем превращается в пупочное кольцо (рис. 133). Из энтодермы возникают эпителий и железы желудочно-кишечного тракта, из эктодермы – нервная система, эпидермис и его производные, эпителиальная выстилка анального отдела прямой кишки, влагалища, ротовой полости.

Эмбриональная (первичная) кишка вначале замкнута, у ее переднего и заднего концов имеются впячивания эктодермы – ротовая ямка (будущая ротовая полость) и клоакальная (заднепроходная) ямка (бухты). Ротовую ямку от первичной кишки отделяет двухслойная (глоточная) перепонка (мембрана), заднепроходную ямку – заднепроходная (анальная) перепонка. На 4 – 5-й неделе прорывается передняя (глоточная) перепонка, на 3-м месяце – задняя. *Амнион*, заполненный жидкостью, окружает зародыш, предохраняя его от различных повреждений, рост желточного мешка постепенно замедляется, он редуцируется.

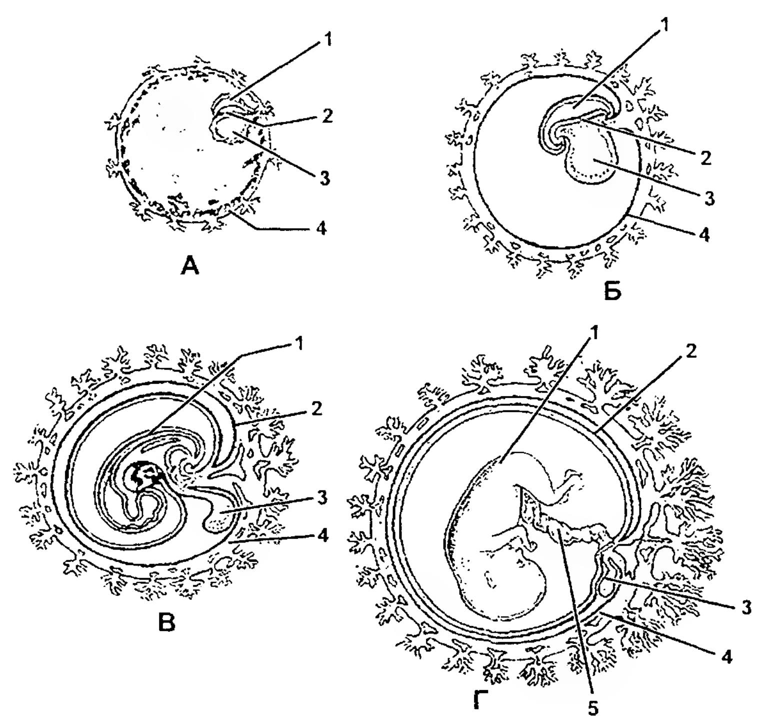


Рис. 133. *Положение эмбриона и зародышевых оболочек на ранних стадиях развития человека:*
А – 2 – 3-я нед.; Б – 4-я нед.: 1 – полость амниона, 2 – тело эмбриона, 3 – желточный мешок, 4 – трофобласт; В – 6-я нед.; Г – плод 4 – 5-го мес.: 1 – тело эмбриона (плода), 2 – амнион, 3 – желточный мешок, 4 – хорион, 5 – пупочный канатик

Дифференцировка (*лат.* differens – различие) мезодермы начинается в конце 3-й недели развития. Из мезодермы возникает *мезенхима.* Дорсальная часть мезодермы, которая расположена по бокам от хорды, подразделяется на сегменты тела – *сомиты,* число пар которых на 34-й день развития достигает 43 – 44. В сомитах различают три части: переднемедиальную – *склеротом,* из которого развиваются кости и хрящи скелета; латерально расположен *миотом,* из которого формируется поперечнополосатая скелетная мускулатура; кнаружи лежит *дерматом,* из которого возникает собственно кожа (рис. 134).

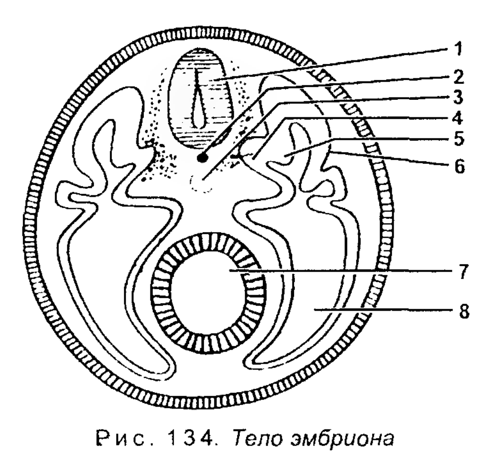


Рис. 134. *Тело эмбриона в поперечном разрезе:*
1 – нервная трубка; 2 – хорда; 3 – аорта; 4 – склеротом; 5 – миотом; 6 – дерматом; 7 – первичная кишка; 8 – вторичная полость тела (цело́м)

Из вентральной несегментированной части мезодермы – *спланхнотома* – образуются еще две пластинки: прилежащая к первичной кишке медиальная (висцеральная) называется *спланхноплеврой,* прилежащая к стенке тела зародыша латеральная (наружная) пластинка – *соматоплеврой.* Из этих пластинок развивается мезотелий серозных оболочек, а пространство между ними превращается в полости (брюшинную, плевральную и перикардиальную). Из мезенхимы спланхноплевры образуются все слои пищеварительной трубки, кроме эпителия, который имеет энтодермальное происхождение. Из мезенхимы спланхнотома образуются клетки крови, гладкая мышечная ткань, кровеносные и лимфатические сосуды, соединительная ткань. Мезенхима спланхнотомов является также источником развития сердечной поперечнополосатой мышечной ткани, коркового вещества надпочечника и эпителия половых желез (яичек, яичников).

На границе между сомитами и спланхнотомами из мезодермы образуются *нефротомы*, из которых развиваются эпителий почек и семявыносящих путей.

На 4-й неделе из эктодермы формируются зачатки органа слуха (вначале слуховые ямки, затем слуховые пузырьки) и зрения (будущие хрусталики над возникающими из боковых выпячиваний головного мозга глазными пузырями). В это же время преобразуются висцеральные отделы головы, группирующиеся вокруг ротовой бухты, которую спереди охватывают лобный и верхнечелюстной отростки. Каудальнее последних видны контуры нижнечелюстной и гиоидной (подъязычной) висцеральных дуг.

На передней поверхности туловища зародыша выделяются сердечный, а за ним печеночный бугры. Углубление между этими буграми указывает на место образования поперечной перегородки – одного из зачатков диафрагмы.

Каудальнее печеночного выроста находится брюшной стебелек, включающий крупные кровеносные сосуды и соединяющий эмбрион с внезародышевыми оболочками (пупочный канатик).

К концу 1-го месяца развития заканчивается закладка основных органов зародыша, который имеет длину 6,5 мм. На 5 – 8-й неделе у зародыша развиваются органы – сердце, легкие, усложняется строение кишечной трубки, формируются висцеральные и жаберные дуги, образуются капсулы органов чувств; нервная трубка полностью замыкается и расширяется в головном конце (будущий головной мозг). В возрасте около 31 – 32 дней (5-я неделя) длина зародыша составляет 7,5 мм. На 25-й день начинает биться сердце со скоростью 140 ударов в минуту. На 5 – 8-й неделе у зародыша развиваются органы, появляются зачатки вначале верхних, а затем нижних конечностей в виде кожных складок, в которые позднее врастают закладки костей, мышц, сосудов и нервов. На 6-й неделе заметны закладки наружного уха, с конца 6 – 7-й недели – пальцев рук, а затем ног.

В конце 2-го – начале 3-го лунного месяца развития плода можно различить относительно огромную

голову, на которой видны рот, нос, глаза и уши, туловище и конечности, на которых возникают движения, начинают образовываться ногти и индифферентные наружные половые органы, которые возможно дифференцировать на 4-м лунном месяце. На 5-м месяце развивается кожный покров, покрытый пушком, начинают функционировать сальные железы, начинает развиваться подкожная основа. В течение 9-го месяца интенсивно формируется подкожная основа, пушок выпадает, его замещают настоящие волосы, уплотняются хрящи носа и ушной раковины, удлиняются ногти, выходя за пределы кончиков пальцев.

Установлены три группы факторов, детерминирующих ход развития зародыша: 1) генетические факторы; 2) взаимодействия частей зародыша; 3) воздействие внешних по отношению к зародышу факторов (механических – давление, физических – температура, лучистая энергия, химических – лекарственные вещества и др.). Все эти факторы тесно связаны между собой. Изменение этой связи и внешних условий может привести к нарушению развития отдельных частей зародыша.

Особенности строения, роста и развития человека. В онтогенезе человека различают два основных периода: внутриутробный, или пренатальный, и внеутробный, или постнатальный.

Приводим общепринятую в настоящее время периодизацию (с изменениями) жизни человека, принятую в 1965 г. на VII конференции по проблемам возрастной морфологии, физиологии и биохимии (табл. 25).

Большинство антропометрических показателей в любом возрасте имеют значительные индивидуальные колебания. В книге «Человек. Медико-биологические данные» (1977) приведены следующие показатели (табл. 26).

При оценке площади поверхности отдельных участков тела взрослого человека можно применять «правило девятки», согласно которому поверхность головы и шеи составляет 9% поверхности тела, верхние конечности (каждая 9%) – 18%; нижние (каждая 18%) – 36%, передняя часть туловища – 18%, задняя часть – 18%, промежность – 1%, ладонь и пальцы – 1%.

Таблица 25

Периоды жизни человека

Периоды	Возраст
1. Эмбриональный	0 – 8 недель
2. Переходный	8 – 16 недель
3. Плодный (фетальный)	4 – 10 месяцев
4. Новорожденный	1 – 10 дней
5. Грудной возраст	10 дней – 1 год
6. Раннее детство	1 – 3 года
7. Первое детство	4 – 7 лет
8. Второе детство	8 – 12 (мальчики) 8 – 11 (девочки)
9. Подростковый возраст	13 – 16 (мальчики) 12 – 15 (девочки)
10. Юношеский возраст	17 – 21 (юноши) 16 – 20 (девушки)
11. Зрелый возраст, I период	22 – 35 (мужчины) 21 – 35 (женщины)
12. Зрелый возраст, II период	36 – 60 (мужчины) 36 – 55 (женщины)
13. Пожилой возраст	61 – 74 (мужчины) 56 – 74 (женщины)
14. Старческий возраст	75 – 90 лет (мужчины и женщины)
15. Долгожители	90 лет и старше

Большинство антропометрических показателей имеют значительные индивидуальные колебания. В книгах «Человек. Медико-биологические данные» (1977) и «Морфология человека» под ред. Б. А. Никитюка и В. П. Чтецова (1990) приведены следующие усредненные данные (табл. 27).

Таблица 26

Некоторые антропометрические показатели новорожденного и взрослого человека

Показатель	Новорожденные		Взрослые	
	м	ж	м	ж
Длина тела, см	50,8±2,5	50,04±2,5	174,5±6,6	162,6±6,1
Масса тела, кг	3,5±0,59	3,4±0,59	71,7±10	56,7±8,6
Площадь поверхности тела, $см^2$	2200	2200	18000	16000

Таблица 27

Длина, масса тела и площадь поверхности тела в различные возрастные периоды постнатального онтогенеза

Показатели	Возрастные периоды (пол: м – мужской, ж – женский)									
	Новорожденный		8 лет		10 лет		12 лет		14 лет	
	м	ж	м	ж	м	ж	м	ж	м	ж
Длина тела, см	50,8	55,0	126,3	126,4	136,3	137,3	143,3	147,8	157,0	157,3
Масса тела, кг	3,5	3,4	26,1	25,6	32,9	31,8	35,8	38,5	46,1	49,1
Площадь поверхности тела, см^2	2200		8690		9610		10750		12290	
Показатели	Возрастные периоды (пол: м – мужской, ж – женский)									
	16 лет		18 лет		20 лет		24 года		24 – 60 лет	
	м	ж	м	ж	м	ж	м	ж	м	ж
Длина тела, см	169,8	160,0	172,3	161,8	173,6	162,8	174,7	162,7	174,5	162,6
Масса тела, кг	59,1	56,8	67,6	56,8	70,2	57,1	71,8	57,5	71,7	56,7
Площадь поверхности тела, см^2	14300		15850		16800		17255		18000	16000

Площадь поверхности тела и его отдельных фрагментов, пропорции зависят от возраста человека (табл. 28, рис. 135).

Развитие человека происходит в течение всей его жизни, начиная от образования зиготы и кончая смертью. Рост же (увеличение массы) заканчивается к 20 – 25 годам (А. А. Маркосян, 1969; Б. А. Никитюк и В. П. Чтецов, 1983).

Рост и развитие человека характеризуются целым рядом закономерностей:

1. *Генетическая детерминированность.* Рост и развитие зависят от генома человека, однако взаимодействие совокупности генов друг с другом и с различными факторами внешней среды может в той или иной мере влиять на фенотип.

2. *Стадийность.* Рост и развитие индивидуума протекают стадийно. При этом последовательность стадий также детерминирована. Однако временные границы между отдельными стадиями варьируют. Активность

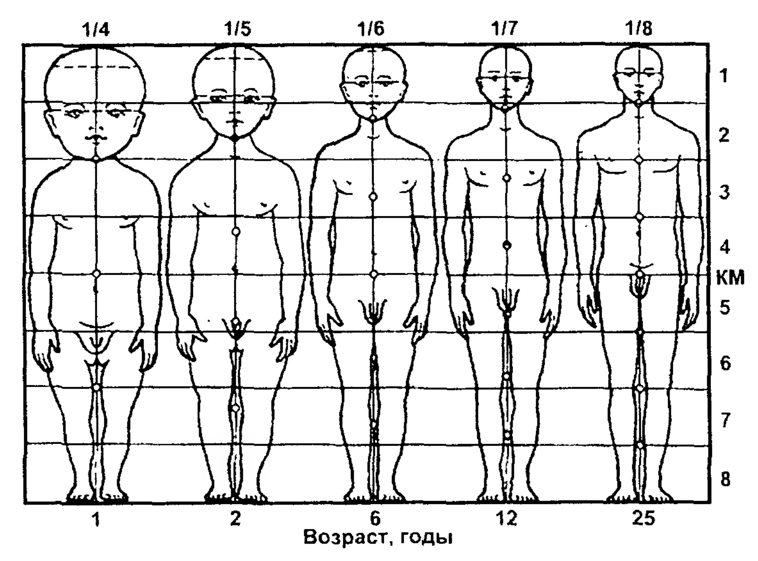


Рис. 135. *Изменение пропорции отделов тела в процессе роста: КМ – средняя линия; по вертикальной оси справа цифрами показано соответствие отделов тела детей и взрослых, по верхней горизонтальной оси – отношение длины головы к длине тела (по А. Андронеску, 1970)*

Таблица 28

Площадь поверхности всего тела, головы, туловища и конечностей в зависимости от возраста

(из кн. «Человек», 1977)

Возраст, годы	Площадь поверхности всего тела, см^2	Процент от общей площади поверхности тела			
		Голова	Туловище	Конечности	
				верхние	нижние
Новорожденный	2 115	20,8	31,9	16,9	30,5
1	3 925	17,2	34,4	17,8	30,6
3	6 250	14,4	33,6	18,8	33,2
4	6 950	13,7	33,1	19,4	33,8
7	8 275	12,4	33,5	19,3	34,7
8	8 690	12,0	33,4	19,6	35,1
12	10 750	10,0	33,3	19,5	37,2
13	11 425	9,6	33,0	19,7	37,6
15	13 325	8,8	31,9	21,4	37,9
16	14 300	8,4	31,6	21,5	38,5
17	15 200	8,2	31,7	21,2	38,8
20	16 800	7,6	33,9	20,2	38,2
21	17 050	7,5	34,3	19,9	38,3
22	17 255	7,5	34,3	19,7	38,3

процесса различная на разных стадиях, что дает основание некоторым исследователям говорить о цикличности (Б. А. Никитюк, В. П. Чтецов, 1983). На каждой стадии в организме происходят количественные и качественные изменения, что обусловливает необратимость процесса.

3. *Каждый период онтогенеза человека проявляется характерными морфофизиологическими особенностями.* Длина тела и его масса являются интегральными показателями, позволяющими судить о физическом развитии человека. Рост человека продолжается в течение первых 20 лет его жизни. Как правило, увеличение длины тела у мужчин заканчивается в возрасте 18 – 20 лет, у женщин – 16 – 18 лет. Впоследствии до 60 – 65 лет длина тела не изменяется, а после этого в связи с укорочением (уплощением) межпозвоночных дисков, изменением осанки тела и уплощением сводов стопы длина тела уменьшается примерно на 1 – 1,5 мм в год. В конце 1-го лунного месяца беременности длина зародыша составляет около 7 мм, в конце 2-го – 20 – 30 мм, а масса тела 35 г, в конце 6-го – длина тела 30 см, а масса 600 – 700 г, в конце 9-го – длина 47 см, масса – 2000 – 2500 г. В течение первого года жизни ребенка происходит наибольшее увеличение длины тела (на 21 – 25 см), в периоды раннего и первого детства скорость роста быстро уменьшается, в начале периода второго детства скорость роста стабилизируется (4,5 – 5,5 см в год), а в конце – резко возрастает. В подростковом возрасте годичная прибавка длины тела у мальчиков составляет в среднем 5,8 см, у девочек – 5 – 5,7 см. При этом у девочек интенсивный рост наблюдается в возрасте от 10 до 13 лет, а у мальчиков – в подростковом возрасте, далее рост замедляется.

Масса тела удваивается к 5 – 6-му месяцу после рождения, утраивается к году и увеличивается примерно в 4 раза к двум годам. Увеличение длины и массы тела идет примерно одинаковыми темпами. Максимальная годичная прибавка массы тела имеет место в подростковом возрасте: у девочек на 13-м, а у мальчиков на 15-м году жизни. Масса тела увеличивается до 20 – 25 лет.

Обычно стабильная масса тела сохраняется до 40 – 46 лет. Следует стремиться к тому, чтобы в течение всей жизни масса тела человека сохранялась в пределах цифр 19 – 20-летнего возраста.

За последние 100 – 150 лет наблюдается *акселерация* – ускорение морфофункционального развития и созревания всего организма детей и подростков, которая в большей степени проявляется в экономически развитых странах. У мужчин акселерация выражена в большей степени (В. Т. Властовский, 1976). Так, масса тела новорожденных детей возросла в среднем на 100 – 300 г, годовалых – на 1500 – 2000 г, а длина их тела – на 5 см. Длина тела детей в периоды второго детства и в подростковом возрасте увеличилась на 10 – 15 см, а взрослых *мужчин – на 6 – 8 см. Сократился период увеличения* длины тела человека – в конце прошлого века рост продолжался до 23 – 26 лет, в настоящее время у мужчин – до 18 – 19, у женщин – до 16 – 17 лет. Ускорились прорезывание молочных и постоянных зубов, психическое развитие, половое созревание. В конце XX в. по сравнению с его началом средний возраст прихода менструаций у девочек снизился с 16,5 до 12 – 13 лет, а наступление менопаузы сместилось с 43 – 45 до 48 – 50 лет. Комплекс изменений у взрослого человека называют «секулярным трендом» (вековая традиция).

При описании тела человека в целом и отдельных его частей и органов мы приведем данные о возрастных особенностях их строения. В этом разделе будут представлены лишь основные морфофункциональные характеристики человека в различные возрастные периоды.

У *новорожденного* голова округлая, большая ($^1/_4$ всей длины тела против $^1/_8$ у взрослого), шея и грудь короткие, живот длинный, ноги короткие, руки длинные (см. рис. 135). Окружность головы на 1 – 2 см больше окружности груди, мозговой отдел черепа относительно больше лицевого. Форма грудной клетки бочкообразная. Позвоночник лишен изгибов, лишь незначительно выражен мыс. Таз весьма подвижен, кости, составляющие тазовую кость, не сращены между

собой. Внутренние органы крупнее, чем у взрослого человека. Так, например, масса печени новорожденного ребенка составляет $^1/_{20}$ массы тела, в то время как у взрослого $^1/_{50}$. Длина кишечника в 2 раза больше длины тела, у взрослого человека – в 4 – 4,5 раза. Масса мозга новорожденного составляет 13 – 14 % массы тела, а у взрослого человека лишь около 2 %. Большими размерами отличаются надпочечники и тимус.

Физическое развитие ребенка происходит не постепенно, а скачкообразно. Периоды роста не соответствуют описанным периодам жизни человека (табл. 29).

В грудном возрасте тело ребенка растет наиболее быстро. Примерно с 6 месяцев начинается прорезывание молочных зубов. За первый год жизни размеры ряда органов и систем достигают размеров, характерных для взрослого (глаз, внутреннее ухо, центральная нервная система). В течение первых лет жизни быстро растут и развиваются опорно-двигательный аппарат, пищеварительная, дыхательная системы.

В период раннего детства прорезываются все молочные зубы и происходит первое «округление», т. е.

Таблица 29

Периоды роста человека

(по Г. Фанкони и А. Вальгрену, 1960, с изменениями)

Период жизни и активного роста	Возраст, годы	Соотношение длины головы и длины тела
Грудной		Длина головы в 4 раза меньше длины тела
Первое округление (первый рост в ширину)	2 – 4	Длина головы в 5 раз меньше длины тела
Первое вытягивание (в длину)	5 – 7	Длина головы в 6 раз меньше длины тела
Второе округление (второй рост в ширину)	8 – 10	Длина головы в 6,5 раза меньше длины тела
Второе вытягивание (в длину)	11 – 15	Длина головы в 7 раз меньше длины тела
Созревание	16 – 20	Длина головы в 8 раз меньше длины тела
Зрелый возраст	20 – 24	Тоже

увеличение массы тела опережает рост тела в длину, быстро прогрессирует психическое развитие ребенка и, что самое главное, речь, память. Ребенок начинает ориентироваться в пространстве. В течение 2 – 3-го годов жизни (период первого детства) рост в длину превалирует над увеличением массы тела. В конце периода начинается прорезывание постоянных зубов. В связи с быстрым развитием мозга, масса которого к концу периода достигает уже 1100 – 1200 г, быстро развиваются умственные способности, каузальное мышление, длительно сохраняется способность узнавания, ориентации во времени, в днях недели.

В раннем и в первом детстве половые отличия (кроме первичных половых признаков) почти не выражены.

В период второго детства вновь преобладает рост в ширину, однако в это время начинается половое созревание, а к концу периода усиливается рост тела в длину, темпы которого больше у девочек. В 10 лет происходит первый перекрест – длина и масса тела у девочек превышает таковую у мальчиков. Прогрессирует психическое развитие детей. Развивается ориентация в отношении месяцев года и календарных лет. Пожалуй, самым важным является начало полового созревания, более раннее у девочек, что связано с усилением секреции женских половых гормонов: у них в 8 – 9 лет начинает расширяться таз и округляться бедра, увеличивается секреция сальных желез и оволосение лобка. У мальчиков в 10 – 11 лет начинается рост гортани, яичек и полового члена, который к 12 годам увеличивается на 0,5 ÷ 0,7 см.

В подростковом возрасте быстро растут и развиваются половые органы, усиливаются вторичные половые признаки. У девочек увеличивается количество волос на коже лобковой области, появляются волосы в подмышечных впадинах, увеличиваются размеры половых органов, молочных желез, щелочная реакция влагалищного секрета становится кислой, появляются менструации, меняется форма таза. У мальчиков быстро увеличиваются яички и половой член,

вначале оволосение лобка развивается по женскому типу, набухают грудные железы. К концу подросткового периода (15 – 16 лет) начинается рост волос на лице, теле, в подмышечных впадинах, на лобке – по мужскому типу, пигментируется кожа мошонки, еще больше увеличиваются половые органы, возникают первые эякуляции. В подростковом возрасте рост тела в длину превалирует над ростом в ширину. В 13 – 14 лет происходит второй перекрест кривых роста мальчиков и девочек, после чего мальчики растут быстрее, чем девочки.

В подростковом возрасте развивается механическая и словесно-логическая память. Юношеский возраст совпадает с периодом созревания. В этом возрасте рост и развитие организма в основном завершается, и все аппараты и системы органов практически достигают морфофункциональной зрелости.

Строение тела в зрелом возрасте изменяется мало, а в пожилом и старческом прослеживаются характерные для этих возрастов перестройки, которые изучает специальная наука геронтология (*греч.* geron – старик). Временные границы старения варьируют в широких пределах у различных индивидуумов. В старческом возрасте происходит снижение адаптационных возможностей организма, изменение морфофункциональных показателей всех аппаратов и систем органов, среди которых важнейшая роль принадлежит иммунной, нервной и кровеносной системам.

Старение – генетически детерминированный процесс. Следует особо подчеркнуть, что активный образ жизни, регулярные занятия физической культурой замедляют процесс старения, однако это возможно в пределах, обусловленных наследственными факторами.

Половые признаки отличают мужчину от женщины. Они делятся на первичные (половые органы) и вторичные (развитие волос на лобке, развитие молочных желез, изменение голоса и др.). Приводим таблицу некоторых половых различий сложения и пропорций тела (табл. 30).

Таблица 30

Некоторые половые отличия

Показатель	Пол	
	мужской	женский
Длина тела	Больше	Меньше
Масса тела	Больше	Меньше
Относительные размеры туловища	Меньше	Больше
Длина конечностей	Больше	Меньше
Ширина: плеч	Больше	Меньше
таза	Меньше	Больше
Размеры: грудной клетки	Длиннее, шире	Короче, уже
живота	Короче	Длиннее
Масса мышц	Больше	Меньше
Толщина подкожной жировой клетчатки	Меньше	Больше
Толщина кожи	Больше	Меньше
Степень развития и расположения волосяного покрова	Больше на лице, туловище, конечностях, обильно на лобке и животе до пупка	Меньше, на животе отсутствуют

Таблица 31

Характеристика пропорций тела
(по П. Н. Башкирову, 1937)

Тип телосложения	Относительные размеры частей тела, % к длине тела				
	длина			ширина	
	туловище	нога	рука	плечи	таз
Долихоморфный	29,5	55,0	46,5	21,5	16,0
Мезоморфный	31,0	53,0	44,5	23,0	16,5
Брахиморфный	33,5	51,0	42,5	24,5	17,5

Уже при первом взгляде на человека видны особенности его индивидуального строения. В анатомии имеется понятие о типах телосложения. *Телосложение* определяется генетическими (наследственными) факторами, влиянием внешней среды, социальными условиями. Выделяют три типа телосложения человека: мезоморфный, брахиморфный и долихоморфный. При *мезоморфном* (*греч.* mesos – средний, morphe – вид, форма) типе телосложения (нормостеники) анатомические

особенности приближаются к усредненным параметрам нормы (с учетом возраста, пола и т. д.). Для *брахиморфного* (*греч.* brachys – короткий) типа телосложения (гиперстеники) характерно преобладание поперечных размеров, упитанность, не очень высокий рост. Сердце относительно больших размеров расположено поперечно благодаря высоко стоящей диафрагме. Это приводит к укорочению легких; петли тонкой кишки расположены преимущественно горизонтально. Лица *долихоморфного* (*греч.* dolichos – длинный) типа телосложения (астеники) отличаются стройностью, легкостью, преобладанием продольных размеров, относительно более длинными конечностями, слабым развитием мышц и жира, сравнительно тонкими узкими костями. Их внутренности опущены, диафрагма расположена ниже, поэтому легкие длиннее, а сердце расположено почти вертикально.

В табл. 31 приведены пропорции тела у людей разных типов телосложения.

➲ Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Назовите этапы эмбрионального развития человека.
2. Как устроена бластула?
3. Как происходит имплантация зародыша в стенку матки?
4. Как закладываются ткани и органы зародыша человека?
5. Назовите периоды жизни человека.
6. Какие закономерности роста и развития человека можно выделить?
7. В чем проявляется акселерация?
8. Охарактеризуйте сущность пола.
9. Назовите основные половые отличия.
10. Назовите основные анатомические оси и плоскости.

ОПОРНО-ДВИГАТЕЛЬНЫЙ АППАРАТ

ПАССИВНАЯ ЧАСТЬ ОПОРНО-ДВИГАТЕЛЬНОГО АППАРАТА

Одной из важнейших функций организма человека является передвижение в пространстве. Ее выполняет опорно-двигательный аппарат, состоящий из двух частей: пассивной и активной. К первой относятся соединяющиеся между собой кости, ко второй – приводящие их в движение мышцы.

Скелет (*греч.* skeleton – высохший, высушенный) выполняет множество функций: опорную, защитную, локомоторную, формообразующую, преодоление силы тяжести. Скелет всегда вызывал особый интерес ученых, философов, художников и поэтов. В «Послании к Дельвигу» А. Пушкин писал:

... ему предмет необходимый был... скелет,
предмет философам любезный,
предмет приятный и полезный
для глаз и сердца, слова нет.

Форма тела человека обусловлена скелетом, имеющим билатеральную симметрию и сегментарное строение (рис. 136). Общая масса скелета составляет от 1/7 до 1/5 массы тела человека. В его состав входит более 200 костей. Однако эта цифра весьма относительна. Многочисленны индивидуальные вариации числа костей, у детей в силу неполного окостенения костных фрагментов их больше. В любом учебнике можно прочитать о количестве костей следующее: позвоночный столб (26 костей), череп (29 костей), грудная клетка (25 костей); кости верхних (64) и нижних (62) конечностей.

Кости скелета являются рычагами, приводимыми в движение мышцами. В результате этого части тела изменяют положение по отношению друг к другу

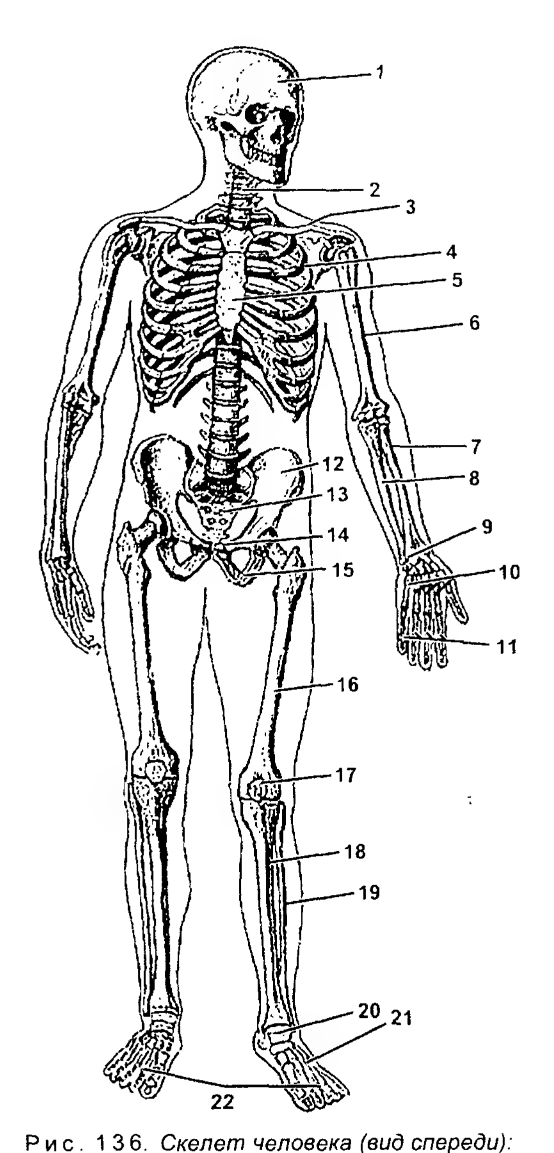


Рис. 136. *Скелет человека (вид спереди):*
1 – череп; 2 – позвоночный столб; 3 – ключица; 4 – ребро; 5 – грудина; 6 – плечевая кость; 7 – лучевая кость; 8 – локтевая кость; 9 – кости запястья; 10 – пястные кости; 11 – фаланги пальцев кисти; 12 – подвздошная кость; 13 – крестец; 14 – лобковая кость; 15 – седалищная кость; 16 – бедренная кость; 17 – надколенник; 18 – большеберцовая кость; 19 – малоберцовая кость; 20 – кости предплюсны; 27 – плюсневые кости; 22 – фаланги пальцев стопы

и передвигают его в пространстве. К костям прикрепляются связки, мышцы, сухожилия, фасции. Скелет образует вместилище для органов, защищая их от внешних воздействий: в полости черепа расположен головной мозг, в позвоночном канале – спинной, в грудной клетке – сердце и крупные сосуды, легкие, пищевод и др., в полости таза – мочеполовые органы. Кости участвуют в минеральном обмене, они являются депо кальция, фосфора и т. д. Живая кость содержит витамины A, D, C и др.

Скелет образован разновидностями соединительной ткани – костной и хрящевой, которые состоят из клеток и плотного межклеточного вещества. Кость и хрящ тесно связаны между собой общностью строения, происхождения и функции. У зародыша человека и других позвоночных животных скелет составляет около 50% массы всего тела. Однако постепенно хрящ заменяется костью, и у взрослого человеке масса хряща составляет около 2% массы тела. Это суставные хрящи, межпозвоночные диски, хрящи носа, уха, гортани, трахеи, бронхов и ребер. **Хрящ** образован хрящевой тканью. Хрящи выполняют следующие функции: покрывают сочленовные поверхности, обладающие благодаря этому высокой устойчивостью к износу; суставные хрящи и межпозвоночные диски, являющиеся объектами приложения сил сжатия и растяжения, осуществляют их передачу и амортизацию; хрящи воздухоносных путей и наружного уха формируют стенки полостей; к другим хрящам прикрепляются мышцы, связки, сухожилия. Хрящи лишены кровеносных сосудов, их питание осуществляется за счет диффузии из окружающих тканей, снаружи их покрывает надхрящница.

Кости образованы костной тканью. Сопротивление свежей кости на излом такое же, как меди, и в девять раз больше, чем свинца. Кость выдерживает сжатие 10 кг/мм^2 (аналогично чугуну). А предел прочности ребер на излом – 110 кг/см^2.

Кость как орган, кроме сочленовных поверхностей, покрыта снаружи *надкостницей*, которая прочно сращена с костью. Наружный слой надкостницы – волокнистый, внутренний слой – остеогенный (костеобразующий), прилежит непосредственно к костной ткани. В нем расположены покоящиеся остеогенные клетки, за счет которых происходит развитие, рост в толщину и восстановление костей после повреждения.

Кости отличаются друг от друга, при этом их форма и выполняемая функция взаимосвязаны и взаимообусловлены. Различают кости *трубчатые* (бедренная, плечевая, пястные, плюсневые и др.), *губчатые* (тела позвонков, кости запястья и др.), *плоские* (кости крыши черепа, грудина), *смешанные* (позвонки, кости основания черепа), *воздухоносные* (лобная, клиновидная, верхняя челюсть) (табл. 32, рис. 137).

У *трубчатой кости* различают ее удлиненную среднюю часть – *тело кости*, или *диафиз*, обычно цилиндрической или близкой к трехгранной формы, и утолщенные концы – *эпифизы*. На них располагаются суставные поверхности, покрытые суставным хрящом,

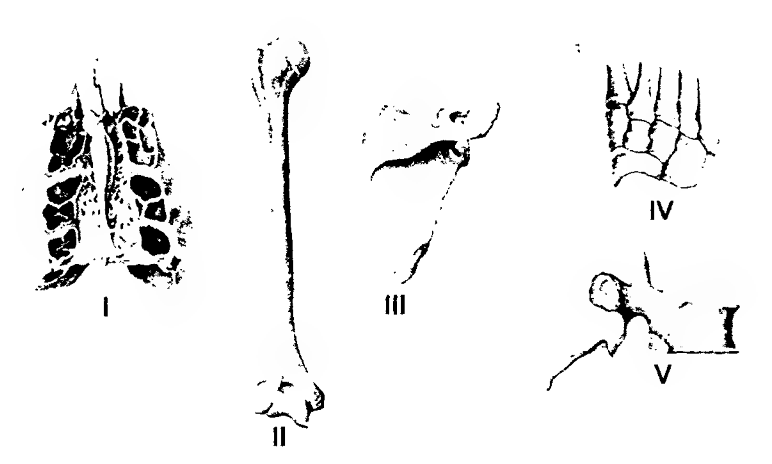


Рис. 137. *Различные виды костей:*
I – воздухоносная (решетчатая) кость; II – длинная (трубчатая) кость; III – плоская кость; IV – губчатые (короткие) кости; V – смешанная кость

Таблица 32

Классификация костей

Вид кости	Части кости
Трубчатая (длинная, короткая)	Тело (диафиз), концы (эпифизы), метафизы, отростки, выступы-бугры (апофизы)
Короткая (губчатая)	–
Плоская	Края, углы
Смешанная (ненормальная)	–
Воздухоносная	Воздухоносная полость

служащие для соединения с соседними костями. Участок кости, расположенный между диафизом и эпифизом, называется *метафизом*. В детском и юношеском возрасте рост костей в длину происходит за счет гиалинового эпифизарного (метаэпифизарного) хряща, который находится между диафизом и эпифизом трубчатой кости.

Кровоснабжение метаэпифизарного хряща осуществляется сосудами эпифиза и диафиза. Кальцификация метаэпифизарного хряща идет в направлении продольной оси кости по ходу коллагеновых волокон, расположенных между колонками. В этом хряще имеется зона активно пролиферирующих клеток, расположенных в виде столбиков или колонок.

Среди трубчатых костей выделяются длинные трубчатые кости (плечевая, бедренная, кости предплечья и голени) и короткие (кости пясти, плюсны, фаланги пальцев). Диафизы построены из компактного костного вещества, эпифизы – из губчатого костного вещества, покрытого тонким слоем компактного.

Губчатые кости, так же как и эпифизы трубчатых костей, состоят из губчатого вещества, покрытого тонким слоем компактного вещества. К этим костям также следует отнести кости, развивающиеся в сухожилиях, – сесамовидные (гороховидная, надколенник). Губчатые кости имеют форму неправильного куба или многогранника с закругленными углами и гранями. Такие кости располагаются в местах, где большая нагрузка сочетается с большой подвижностью.

Плоские кости участвуют в образовании полостей, поясов конечностей, выполняют функцию защиты (кости крыши черепа, грудина). К их поверхности прикрепляются мышцы.

Смешанные кости имеют сложную форму. Они состоят из нескольких частей, имеющих различное строение, очертание и происхождение, например позвонки, кости основания черепа.

Воздухоносные кости имеют в своем теле полость, выстланную слизистой оболочкой и заполненную воздухом, например некоторые кости черепа – лобная, клиновидная, решетчатая, верхняя челюсть.

Внутри костей в костно-мозговых полостях и ячейках губчатого вещества, выстланных эндостом (слоем плоских остеогенных клеток, лежащих на тонкой соединительнотканной пластинке), находится *костный мозг*. В период внутриутробного развития, а также у новорожденных во всех костных полостях находится красный костный мозг, он выполняет кроветворную и защитную функцию. У взрослого человека красный костный мозг содержится только в ячейках губчатого вещества плоских костей (грудина, крылья подвздошных костей), в губчатых костях и эпифизах трубчатых костей. В диафизах, т. е. в костно-мозговых полостях, находится желтый костный мозг.

Кость живого человека – динамическая структура, в которой происходят постоянный обмен веществ, анаболические и катаболические процессы, разрушение старых и создание новых костных трабекул и остеонов.

В зависимости от характера выполняемой работы меняются форма, ширина и длина костей, толщина слоя компактного вещества, размеры костно-мозговой полости и т. д. Весьма существенна формообразовательная роль трудовых процессов, физкультуры и спорта. Все это подтверждает правильность положения П. Ф. Лесгафта о том, что *рост и прочность костей определяются интенсивностью деятельности прикрепляющихся к ним мышц.*

СКЕЛЕТ И ЕГО СОЕДИНЕНИЯ

Скелет человека состоит из позвоночного столба, ребер с грудиной, скелета конечностей и черепа. Скелет человека – уникальное творение! Он существенно отличается от скелета животных. В первую очередь это относится к его пропорциям; черепу, вмещающему головной мозг и органы чувств; свободным верхним конечностям, осуществляющим трудовые процессы; нижним конечностям, служащим опорой при прямохождении. Скелет человека обладает рядом характерных особенностей, наиболее важными из которых являются вертикально расположенный позвоночный столб с изгибами; уплощенная широкая грудная клетка; череп, в котором преобладает мозговой отдел, с округлой выпуклой крышей, возвышающейся над лицевым отделом.

Соединения костей. Кости, соединяясь между собой, образуют подвижные соединения или прочные неподвижные конструкции. Все соединения костей делятся на три большие группы: непрерывные, полусуставы, или симфизы, и прерывные, или синовиальные (суставы). В непрерывных соединениях кости связаны между собой с помощью различных видов соединительной ткани (собственно соединительной ткани, хряща, кости), в которых отсутствует щель или полость между костями. Непрерывные соединения весьма прочны, но неподвижны. К непрерывным соединениям относятся связки, мембраны, швы (например, черепа), соединения диафизов костей с их эпифизами, которые с возрастом окостеневают, превращаясь в костные. Симфизы (*греч.* symphisis – срастание) – это полуподвижные хрящевые соединения. В толще хряща имеется небольшая щелевидная полость, например, межпозвоночные симфизы, лобковый и симфиз рукоятки грудины (рис. 138).

Суставы представляют собой прерывные соединения, у которых между соединяющимися костями всегда имеется суставная щель. Каждый сустав имеет суставные поверхности костей, покрытые, как правило,

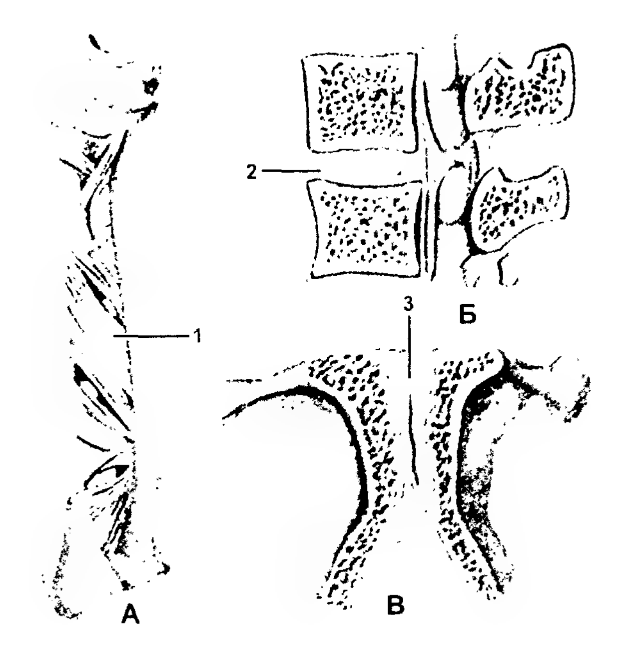


Рис. 138. *Непрерывные соединения костей и полусустав:*
А – синдесмоз: 1 – межкостная перепонка предплечья; Б – синхондроз: 2 – межпозвоночный диск; В – полусустав: 3 – лобковый симфиз

гиалиновым суставным хрящом, суставную капсулу и узкую суставную полость, заполненную синовиальной жидкостью (рис. 139).

Толщина *суставного хряща* колеблется в пределах от 0,2 до 6,0 мм и находится в прямой зависимости от функциональной нагрузки, испытываемой суставом. Чем больше нагрузка, тем толще хрящ и тем меньше он снашивается. Суставной хрящ лишен кровеносных сосудов и надхрящницы. Основную роль в питании суставного хряща играет *синовиальная жидкость*. Наряду с этим его питание осуществляется за счет диффузии из капилляров подлежащей костной пластинки. Суставной хрящ защищает суставные концы кости от механических воздействий, уменьшая давление и равномерно распределяя его по поверхности. Деформация хряща, возникающая при движениях в суставе, обратима.

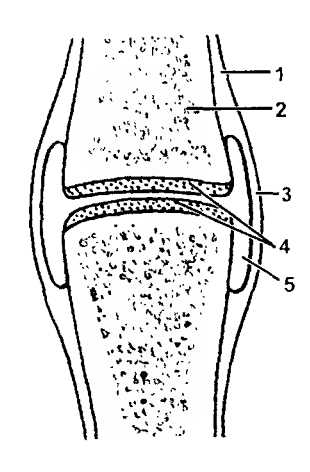


Рис. 139. *Строение сустава: 1 – надкостница; 2 – кость; 3 – суставная капсула; 4 – суставной хрящ; 5 – суставная полость*

Суставная капсула, прикрепляющаяся вблизи краев суставных поверхностей сочленяющихся костей или отступая на некоторое расстояние от них, прочно срастается с надкостницей, образуя замкнутую суставную полость. Капсула состоит из двух слоев. Наружный слой представлен толстой прочной фиброзной мембраной. Внутренний слой суставной капсулы образован тонкой гладкой блестящей синовиальной мембраной, которая выстилает изнутри фиброзную мембрану, сумки и продолжается на поверхности кости, не покрытой суставным хрящом. Синовиальная мембрана имеет множество небольших выростов, обращенных в полость сустава, синовиальные ворсинки, очень богатые кровеносными сосудами. Через ворсинки осуществляется ультрафильтрация из кровеносного русла в полость сустава, в результате чего образуется синовиальная жидкость и происходит всасывание веществ из нее.

В норме у живого человека *суставная полость* представляет собой узкую щель, расположенную между покрытыми хрящом суставными поверхностями и ограниченную синовиальной мембраной. Форма суставной полости зависит от форм сочленяющихся поверхностей, наличия или отсутствия внутри сустава вспомогательных образований (синовиальные складки, суставнóй диск или мениск) либо внутрикапсульных связок.

Суставные поверхности редко полностью соответствуют друг другу по форме. Для достижения конгруэнтности (*лат.* congruens – согласный между собою, соответствующий) в суставах имеется ряд вспомогательных

образований: хрящевых дисков, менисков, губ. Так, например, в височно-нижнечелюстном суставе имеется хрящевой диск. Мениски – это несплошные хрящевые или соединительнотканные пластинки полулунной формы, расположенные между суставными поверхностями. В коленном суставе имеются полукольцевые медиальный и латеральный мениски, которые расположены между суставными поверхностями бедренной и большеберцовой костей.

Движения в суставах совершаются вокруг трех осей: вокруг фронтальной – сгибание и разгибание, при которых угол между сочленяющимися костями уменьшается или увеличивается; вокруг сагиттальной – приведение, при котором одна из сочленяющихся костей приближается в срединной плоскости, и отведение, при котором кость удаляется от нее; при вращении кость двигается вокруг своей продольной оси. Круговое движение является сложным – благодаря последовательному движению вокруг всех осей свободный конец движущейся кости (конечности, туловище, голова) описывает окружность.

Форма сочленяющихся поверхностей обусловливает количество осей, вокруг которых может совершаться движение. В зависимости от этого суставы делятся на одно-, двух- и многоосные (рис. 140).

Для удобства форму суставной поверхности сравнивают с отрезком тела вращения. При этом каждая форма сустава определяет определенное число осей движения. Так, *цилиндрический* и *блоковидный* суставы являются *одноосными*. При вращении прямой линии вокруг параллельной ей прямой оси возникает цилиндрическое тело вращения. Цилиндрические суставы – это срединный атлантоосевой, проксимальный лучелоктевой. Блок представляет собой цилиндр с бороздой или гребнем, расположенными перпендикулярно оси цилиндра, на другой суставной поверхности имеется соответствующее углубление или выступ. Примерами блоковидных суставов являются межфаланговые

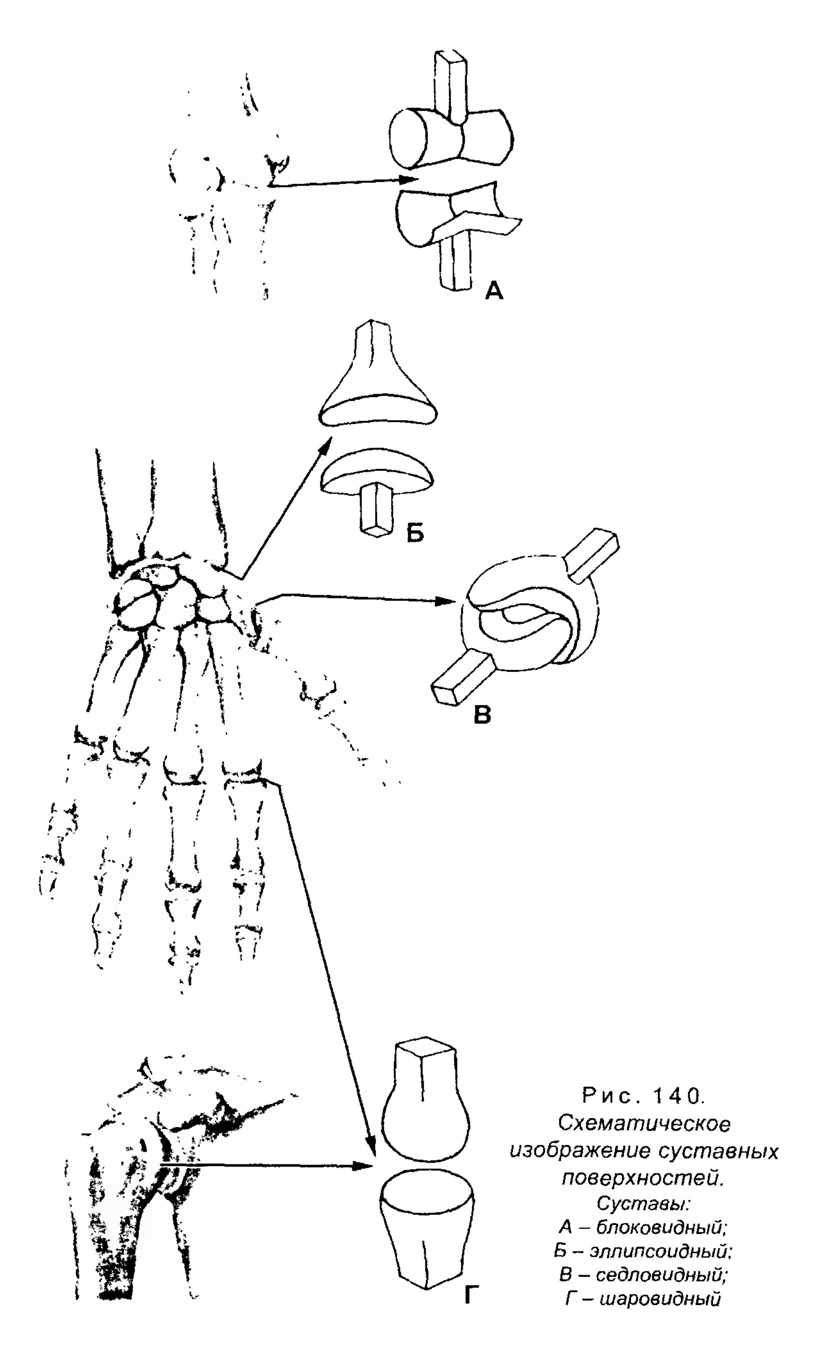


Рис. 140.
Схематическое изображение суставных поверхностей.
Суставы:
А – блоковидный;
Б – эллипсоидный;
В – седловидный;
Г – шаровидный

суставы кисти. Разновидностью блоковидных суставов является *винтообразный* сустав. Отличие винта от блока в том, что борозда расположена не перпендикулярно оси, а по спирали. Примером винтообразного сустава может служить плечелоктевой сустав.

Эллипсовидный, мыщелковый и *седловидный* суставы являются *двухосными.* При вращении половины эллипса вокруг его диаметра образуется тело вращения – эллипс. Лучезапястный сустав является эллипсовидным. Мыщелковый сустав по форме близок к блоковидному и эллипсовидному, его суставная головка – подобие эллипса, однако в отличие от первого суставная поверхность располагается на мыщелке. Например, коленный и атлантозатылочный суставы являются мыщелковыми (первый является также комплексным, второй – комбинированным).

Суставные поверхности седловидного сустава по форме напоминают два «седла» с пересекающимися под прямым углом осями. Седловидным является запястно-пястный сустав большого пальца, который характерен только для человека и обусловливает противопоставление большого пальца кисти остальным. Преобразование сустава в типично седловидный связано с трудовой деятельностью.

Шаровидный и *плоский* суставы – *многоосные.* При вращении половины круга вокруг его диаметра образуется шар. Кроме движения вокруг трех осей в этих суставах совершается еще и круговое движение (например, плечевой и тазобедренный суставы). Последний считают чашеобразным благодаря значительной глубине суставной ямки.

Плоские суставы также относятся к многоосным. Движения в них, хотя и могут производиться вокруг трех осей, отличаются малым объемом. Объем движения в любом суставе зависит от его строения, разности угловых размеров суставных поверхностей, а в плоских суставах величина дуги движения незначительна. К плоским относятся, например, межзапястные, предплюсне-плюсневые суставы.

Простые суставы имеют две суставные поверхности, *сложные* – более двух (например, локтевой сустав). *Комбинированные суставы* представляют собой два анатомически изолированных сустава, которые функционируют совместно (например, височно-нижнечелюстные суставы). В *комплексных суставах* между сочленяющимися суставными концами имеются диски или мениски (например, коленный сустав).

Скелет туловища

Скелет туловища образован позвоночным столбом и грудной клеткой. Наличие позвоночного столба служит важнейшим отличительным признаком всех представителей позвоночных животных. Позвоночник связывает части тела, выполняет защитную и опорную функции для спинного мозга и выходящих из позвоночного канала корешков спинномозговых нервов. Верхний конец позвоночника поддерживает голову. Кости свободных конечностей прикрепляются к скелету туловища посредством поясов. Позвоночник передает тяжесть тела поясу нижних конечностей.

Положение и форма позвоночника человека обусловливает возможность прямохождения. Позвоночный столб выдерживает значительную часть тяжести человеческого тела. В строении позвонков четко выражена одна из самых важных закономерностей строения костной системы: *там, где при незначительном объеме необходимо обеспечить прочность конструкции, сохраняя ее легкость, имеется губчатое вещество, строго определенное расположение перекладин которого, согласно линиям сил сжатия и растяжения, обеспечивает прочность.* Кроме того, прочность позвоночного столба как целого зависит и от мощного связочного аппарата позвоночника. Будучи весьма прочным, позвоночный столб удивительно подвижен.

Позвоночник человека представляет длинный изогнутый столб, состоящий из 33 – 34 лежащих один

на другом и постепенно увеличивающихся в размерах сверху вниз позвонков (рис. 141); наиболее типично следующее их количество: шейных – 7, грудных – 12, поясничных – 5, крестцовых – 5, копчиковых – 4. Позвонки разных отделов отличаются по форме и величине.

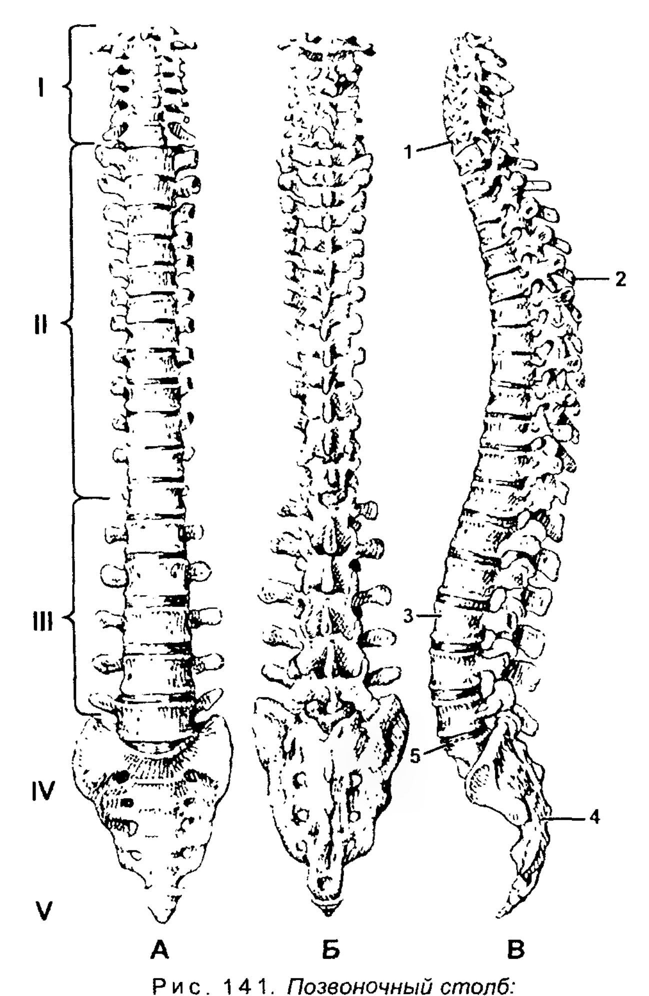


Рис. 141. *Позвоночный столб:*
А – вид спереди; Б – сзади; В – сбоку. Отделы: I – шейный; II – грудной; III – поясничный; IV – крестцовый; V – копчиковый;
1, 3 – шейный и поясничный лордозы; 2, 4 – грудной и крестцовый кифозы; 5 – мыс (по Р.Д. Синельникову)

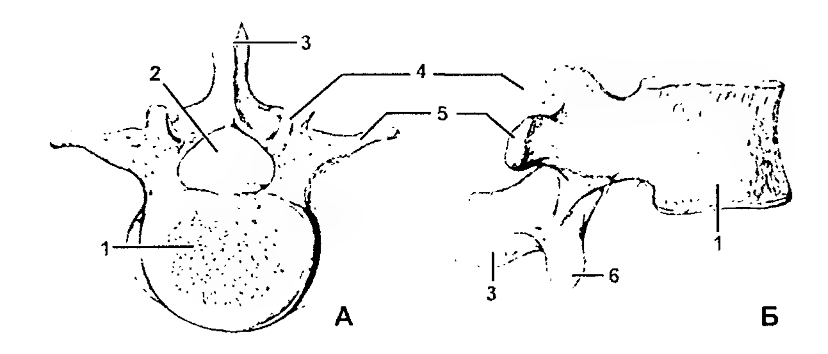


Рис. 142. *Позвонок:*
А – вид сверху; Б – вид сбоку;
1 – тело; 2 – позвоночное отверстие; 3 – остистый отросток;
4 – верхний суставнóй отросток; 5 – поперечный отросток;
6 – нижний суставнóй отросток

Однако все они имеют ряд общих признаков – они гомологичны. Каждый *позвонок* (рис. 142) состоит из тела, расположенного спереди, и дуги (сзади), ограничивающих широкое позвоночное отверстие. Накладываясь свободно одно на другое, отверстия образуют длинный позвоночный канал, в котором залегает спинной мозг, надежно защищенный стенками канала.

От дуги позвонка отходят семь отростков. Кзади направляется непарный остистый отросток. Вершины многих из них легко прощупываются у человека по средней линии со спины. Во фронтальной плоскости справа и слева располагаются парные поперечные отростки. Вверх и вниз от дуги направлены верхние и нижние суставные отростки. Основания суставных отростков ограничивают верхнюю и нижнюю позвоночные вырезки. При соединении позвонков друг с другом нижняя вырезка вышележащего позвонка и верхняя нижележащего образуют справа и слева межпозвоночные отверстия, через которые проходят спинномозговые нервы и кровеносные сосуды.

Благодаря прямохождению человека существенно отличаются от остальных I и II шейные позвонки, сочленяющиеся с черепом и несущие на себе его тяжесть.

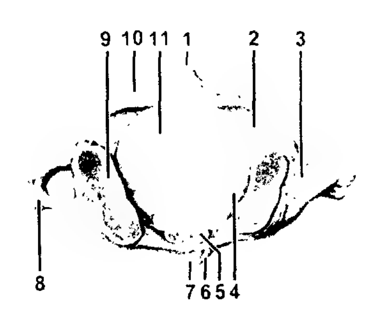


Рис. 143. *Первый шейный позвонок:*
1 – задний бугорок; 2 – борозда позвоночной артерии; 3 – отверстие позвоночной артерии (поперечное отверстие); 4 – латеральная масса; 5 – ямка зуба; 6 – передняя дуга; 7 – передний бугорок; 8 – поперечный отросток; 9 – верхняя суставная ямка; 10 – задняя дуга; 11 – позвоночное отверстие

Первый шейный позвонок, или атлант, лишен остистого отростка (рис. 143). В древности Атласа, или Атланта, считали титаном, который за участие в борьбе против богов был приговорен навеки держать небесный свод. Средняя часть тела Атланта, отделившись, приросла к телу II позвонка, образовав его зуб. Атлант лишен и суставных отростков. Вместо них на верхней и нижней поверхностях латеральных масс находятся суставные ямки, верхние сочленяются с мыщелками затылочной кости, образуя *атлантозатылочные суставы;* нижние – с верхними суставными поверхностями II позвонка, образуя боковые *атлантоосевые суставы.* *Второй шейный позвонок* носит название «эпистрофей» (рис. 144). «Эпистрофа» – это возвращение, оборачивание. Вокруг вышеупомянутого его зуба и происходят такие вращения атланта вместе с черепом в *срединном атлантоосевом суставе.* Шейные позвонки отличаются от других своими малыми размерами и наличием

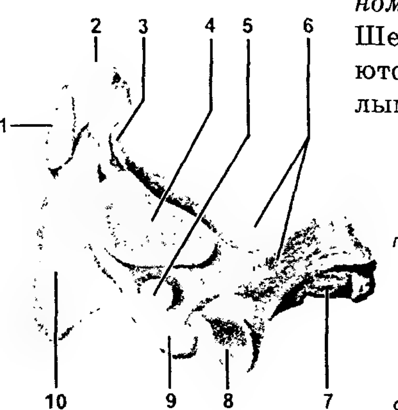


Рис. 144. *Второй шейный позвонок:*
1 – зуб; 2 – передняя суставная поверхность; 3 – задняя суставная поверхность; 4 – верхняя суставная поверхность; 5 – отверстие поперечного отростка; 6 – дуга; 7 – остистый отросток; 8 – нижний суставной отросток; 9 – поперечный отросток; 10 – тело

небольшого отверстия в каждом поперечном отростке (через отверстия проходит позвоночная артерия, направляющаяся в полость черепа).

На боковых поверхностях тел *грудных позвонков* имеются реберные ямки для сочленения с головками ребер, а на утолщенных концах поперечных отростков десяти верхних грудных позвонков имеются реберные ямки, с которыми сочленяются соответствующие им по счету ребра. Пять крупных *поясничных позвонков* обеспечивают большую подвижность этой части позвоночного столба.

Пять *крестцовых позвонков* у взрослого человека, срастаясь, образуют массивный *крестец* треугольной формы. Направленное вверх основание и суставные отростки I крестцового позвонка сочленяются с V поясничным позвонком. В области соединения образуется закругленный направленный вперед мыс. На боковых частях крестца находятся ушковидные поверхности для сочленения с тазовыми костями (*крестцово-подвздошные суставы*). Книзу крестец суживается, и его канал заканчивается крестцовой щелью. В крестцовом канале находятся конечные нити спинного мозга и корешки поясничных и крестцовых спинномозговых нервов. По латыни крестец – os sacrum. «Сакральный» дословно – это священный, но и скрытый. Эта кость действительно в виде клина вставлена между подвздошными костями таза. Вместе с ними крестец образует свод, опирающийся на головки бедренных костей. Форма крестца не позволяет ему устремиться вниз. Не может крестец и вдавиться назад, а вперед он не двигается из-за того, что боковые сочленения его с костями таза не гладкоплоские, а бугристые. *Копчик* обычно срастается с верхушкой крестца. У взрослого человека копчик образован двумя – пятью (чаще четырьмя) рудиментарными копчиковыми позвонками.

Позвонки связаны между собой с помощью различного вида соединений. Тела их соединены *межпозвоночными дисками*, толщина которых в грудном

отделе 3 – 4 мм, в шейном 5 – 6 мм, в поясничном 10 – 12 мм. Межпозвоночные диски построены из волокнистого хряща. Передняя и задняя продольные связки укрепляют соединения тел позвонков. Суставные отростки выше- и нижележащего позвонков сочленены между собой *дугоотростчатыми суставами*, а остистые и поперечные – связками.

Позвоночник человека имеет несколько изгибов. Выпуклости позвоночного столба, обращенные дугой вперед, называются лордозами, назад – кифозами. Шейный лордоз переходит в грудной кифоз, который, в свою очередь, сменяется поясничным лордозом, а затем крестцово-копчиковым кифозом. Функциональная роль изгибов очень велика. Благодаря им удары, толчки и сотрясения, передающиеся позвоночнику при различных движениях, падении, ослабляются, и содержимое черепа как бы амортизировано.

Позвоночный столб человеческого зародыша и плода имеет форму дуги, обращенной выпуклостью кзади. У новорожденного ребенка позвоночник почти прямой, кривизны развиваются постепенно в связи с тягой мышц. Когда ребенок начинает держать голову, возникает шейный лордоз (около 3 мес.); когда он садится – грудной кифоз (около 6 мес.), когда начинает стоять – поясничный лордоз (9 – 12 мес.), а вместе с ним и крестцовый кифоз. Окончательное развитие изгибов позвоночника происходит к шести-семи годам, в это время устанавливается и *центр тяжести* – на уровне второго крестцового позвонка. Отвесная линия этого центра проходит на 5 см кзади от поперечной линии, соединяющей тазобедренные суставы, и на 3 см кпереди от поперечной оси голеностопных суставов.

Позвоночный столб человека весьма подвижен. Движения позвоночника осуществляются вокруг трех осей: *поперечной* – сгибание вперед и разгибание назад, амплитуда этих движений 170 – 245°; *сагиттальной* – боковое сгибание вправо и влево, общий размах движений около 165°; *продольной (вертикальной)* –

вращательные движения, общий размах – около 120° и как бы объединяющее их круговое движение.

В шейном и поясничном отделах размах движений наибольший. Объем движений в шейном отделе: сгибание – 70 – 79°, разгибание – 95 – 105°, вращение – 80 – 85°. В грудном отделе подвижность ограничена наличием ребер и грудины, тонкостью межпозвоночных дисков и частично направленными вертикально вниз остистыми отростками. Сгибание, разгибание и боковые сгибания здесь относительно невелики: сгибание до 35°, разгибание до 50°, вращение до 20°. В поясничном отделе толстые межпозвоночные диски способствуют большей подвижности (сгибание до 60°, разгибание до 40 – 45°), суставные отростки ограничивают ротацию и боковые движения позвоночника.

Грудная клетка образована соединенными между собой 12 парами ребер, грудиной и 12 грудными позвонками (см. рис. 136). *Ребро* представляет собой длинную плоскую костную пластинку, переходящую спереди в реберный хрящ. Костная часть ребра состоит из головки, на которой находится суставная поверхность для сочленения с телами позвонков, шейки и тела. На телах десяти верхних ребер имеются бугорки, снабженные суставными поверхностями для сочленения с поперечными отростками позвонков. Первые VII ребер называются истинными, хрящ каждого из них соединяется с грудиной, VIII – X ребра называются ложными, концы их хрящей срастаются между собой и с хрящами нижних ребер, образуя реберные дуги; XI – XII ребра – колеблющиеся, так как их передние концы не доходят до грудины и заканчиваются в мышцах передней брюшной стенки.

Плоская *грудина* состоит из трех частей: широкой рукоятки вверху, удлиненного тела и мечевидного отростка внизу. На середине верхнего края рукоятки находится яремная вырезка, которая легко прощупывается у живого человека. По бокам от нее имеются ключичные вырезки для соединения с ключицами,

в результате чего образуются *грудино-ключичные суставы*, а ниже, на боковых сторонах грудины, – реберные вырезки для прикрепления хрящей I – VII ребер. Благодаря соединениям составляющих ее костей грудная клетка весьма подвижна. При вдохе и выдохе происходит вращение задних концов ребер в *реберно-позвоночных* суставах, одновременно смещаются и ребра, и грудина. При вдохе передние концы ребер и грудина поднимаются, межреберные промежутки расширяются, размеры грудной полости увеличиваются, при выдохе все происходит наоборот.

Грудная клетка человека по форме напоминает бочку неправильной формы, расширенную в поперечном и уплощенную в передне-заднем направлении. Через верхнее отверстие грудной клетки, которое ограничено первым грудным позвонком, первой парой ребер и верхним краем грудины, проходят трахея, пищевод, сосуды и нервы. Нижнее отверстие грудной клетки, ограниченное XII грудным позвонком, нижними ребрами, реберными хрящами и нижним концом грудины, закрыто диафрагмой. Межреберные промежутки на всем протяжении между позвоночником и грудиной заполнены межреберными мышцами, в них проходят сосуды и нервы.

Краткий очерк развития костей туловища в фило- и онтогенезе

В развитии скелета позвоночных животных различают три стадии развития: соединительнотканную (перепончатую), хрящевую и костную. Осевым органом в раннем периоде онтогенеза у всех позвоночных животных является хорда. *Хорда* впервые в филогенезе появляется у низших хордовых животных (ланцетника), она сохраняется в течение всей индивидуальной жизни организма. Вокруг хорды из мезодермы формируется перепончатый скелет (у ланцетника).

В эмбриогенезе у большинства представителей хордовых животных перепончатый скелет замещается хрящевым. Этот процесс начинается вокруг хорды с того, что в эмбриональной соединительной ткани, окружающей хорду и нервную трубку, появляются островки хрящевых клеток (зачатки будущих хрящевых позвонков). У круглоротых (миноги, миксины) и у низших рыб (акуловые, осетровые) хорда существует одновременно с примитивными хрящевыми позвонками. Начиная с костистых рыб и у более высокоорганизованных позвоночных за хрящевой следует костная стадия. Костная ткань развивается на месте хряща. У млекопитающих хорда образуется лишь в период эмбрионального развития, являясь основой для возникновения вокруг нее более дифференцированных структур.

Хорда возникает у 2,5-недельного эмбриона человека в виде округлого тяжа с заостренными концами, который очень рано окружается эмбриональной соединительной тканью, а затем зачатком гиалинового хряща, формирующим полость, в которой залегает хорда. Хорда преобразуется в студенистые ядра межпозвоночных дисков. Клетки хорды сохраняются в толще студенистого ядра у детей в возрасте до 7 лет. Вокруг новообразованной хорды и между зародышевыми листками возникает и распространяется эмбриональная зародышевая соединительная ткань, которая замещается хрящевой. Последняя, в свою очередь, окончательно перестраивается в костную.

Кости туловища человека (и других позвоночных) развиваются из первичных сегментов *(сомитов)* – производных дорсального отдела мезодермы, состоящих из клеток мезенхимы. Клетки мезенхимы, выделяющиеся из медиовентральной части каждого сомита *(склеротома)*, размножаются, постепенно окружают хорду и нервную трубку, в результате чего образуются первичные (перепончатые) позвонки. Каждый вторичный (окончательный) позвонок образуется из двух рядов лежащих склеротомов – задней части вышележащего

и передней – нижележащего склеротома. На 5-й неделе эмбрионального развития человека в телах и возникающих дорсальных и вентральных дугах позвонков появляются отдельные гнезда хрящевой ткани, которые в дальнейшем сливаются друг с другом. Дорсальные дуги позвонков разрастаются и, сливаясь, образуют остистые отростки, парные суставные и поперечные отростки.

У человека закладывается 38 позвонков: 7 шейных, 13 грудных, 5 поясничных и 12 – 13 крестцовых и копчиковых. В процессе развития XIII грудной позвонок превращается в I поясничный, а V поясничный позвонок – в I крестцовый. В дальнейшем большинство копчиковых позвонков редуцируются. У новорожденного ребенка позвоночный столб состоит из 33 – 34 позвонков.

Окостенение позвонков начинается в конце 8-й недели эмбриогенеза. Часть тела I позвонка еще на стадии хряща отделяется от него и соединяется с телом II позвонка, превращаясь в зуб, который имеет самостоятельную точку окостенения. Зуб сливается с костным телом II позвонка на 3 – 5-м году жизни. Крестец новорожденного ребенка состоит из пяти отдельных позвонков. Процесс окостенения хрящевых дисков между крестцовыми позвонками начинается от периферии к центру в возрасте 13 – 15 лет для III, IV, V позвонков и заканчивается в 23 – 25 лет для первых двух. При рождении ребенка задняя стенка крестцового канала и дуга V поясничного позвонка открыты, сращение дуг II и III крестцовых позвонков начинается в 3 – 4 года, III – IV — в 4 – 5 лет, в 7 – 8-летнем возрасте крестцовый канал закрывается.

Копчиковые позвонки срастаются в возрасте от 12 до 25 лет, причем этот процесс идет в направлении снизу вверх.

Соединительная ткань, а затем хрящевые модели передних дуг позвонков растут в стороны и проникают в вентральные отделы миотомов, формируя ребра. Передние концы девяти верхних хрящевых ребер расширяются и на каждой стороне сливаются в хрящевые

(грудные) полоски. В начале 8-й недели в каждом ребре на месте его будущего угла возникает точка окостенения, из которой костная ткань разрастается в обе стороны, постепенно замещая все тело ребра. Точка окостенения в головке ребра возникает в возрасте 15 – 25 лет, головка срастается с телом ребра в 18 – 25 лет. У десяти верхних ребер на 15 – 20-м году жизни точка окостенения появляется также и в бугорке ребра. К концу 2-го месяца внутриутробного развития верхние концы правой и левой грудных полосок сливаются, образуя рукоятку грудины. Несколько позже образуются тело и мечевидный отросток благодаря соединению друг с другом нижних отделов грудных полосок. У новорожденного ребенка грудина состоит из 4 – 5 отдельных костей, соединенных между собой прослойками хрящевой ткани. В возрасте около 17 – 18 лет начинается их сращение по направлению снизу вверх. Полное окостенение грудины заканчивается в возрасте 30 – 35 лет. Мечевидный отросток начинает окостеневать на 6 – 20-м году и срастается с телом грудины лишь после 30 лет. Рукоятка и тело срастаются позже всех частей грудины или вовсе не срастаются.

Череп

Череп – настолько типичный пример сквозной темы в литературе, что среди литературоведов даже фигурирует термин «черепизм». Из черепов победители воздвигали ужасающие своим видом пирамиды, изображение черепа помещается на всевозможных предупреждающих этикетках. Много информации о культе черепов. По форме черепа пытались, да и сейчас кое-где пытаются предсказать судьбу человека, его умственные способности, склонности (взгляды Ф. Галла, Ч. Ломброзо, френологов). У многих народов череп подвергался искусственной деформации. Будучи вместилищем головного мозга, череп никогда и никем не воспринимался как простое собрание скрепленных между собой костей.

Скорее как символ разума, человеческой мысли, чего-то таинственного, фетиш. Глядя на череп, человек ощущает трагизм человеческого бытия. Надмирность сливается в этой анатомической структуре с повседневностью. Поэтому-то зачастую череп не просто хранили, но разукрашивали его, инкрустировали металлами, драгоценными камнями.

Череп условно подразделяется на мозговой и лицевой отделы. Мозговой отдел (его объем 1400 – 1500 см^3) является вместилищем для головного мозга. В пределах висцерального, или лицевого, отдела начинаются системы органов пищеварения, дыхания, лежат органы чувств. Только у человека разумного округлый мозговой череп располагается над лицевым. Череп человека состоит из 23 костей, из них 8 парных и 7 непарных (рис. 145, 146).

Семь костей черепа *воздухоносные*, т. е. они имеют внутри полости, заполненные воздухом и сообщающиеся с полостью носа. Это *лобная, клиновидная, решетчатая, парные височная и верхняя челюсть.* Наличие полостей уменьшает массу черепа при сохранении его прочности. Кроме того, воздухоносные кости располагаются только по периферии органов чувств, обеспечивая благодаря плохо проводящей тепло воздушной среде как бы своеобразный термостат – тепловую изоляцию органов зрения, обоняния и слуха. Последние же, как оказалось, нормально функционируют лишь при температуре тела. Воздухоносные полости участвуют в фонации.

Кости крыши черепа человека плоские, они состоят из более толстой наружной и тонкой внутренней пластинок компактного костного вещества; между ними заключено губчатое вещество (диплое), в ячейках которого находится красный костный мозг и многочисленные кровеносные сосуды (преобладают вены). Неровности на внутренней поверхности костей черепа обусловлены давлением мозга: ямки соответствуют мозговым извилинам, а возвышения между ними – бороздам.

Мозговой отдел черепа взрослого человека составляют следующие кости: лобная, затылочная, клиновидная, решетчатая, две височные и две теменные. Непарная воздухоносная *лобная кость* состоит из чешуи, двух горизонтальных глазничных частей и носовой части. Лобная кость формирует лоб и несет на себе лобные бугры, являющиеся характерной особенностью человека разумного, а также образует верхние стенки глазниц, полости носа, височных ямок, нижнюю и переднюю стенки передней черепной ямки.

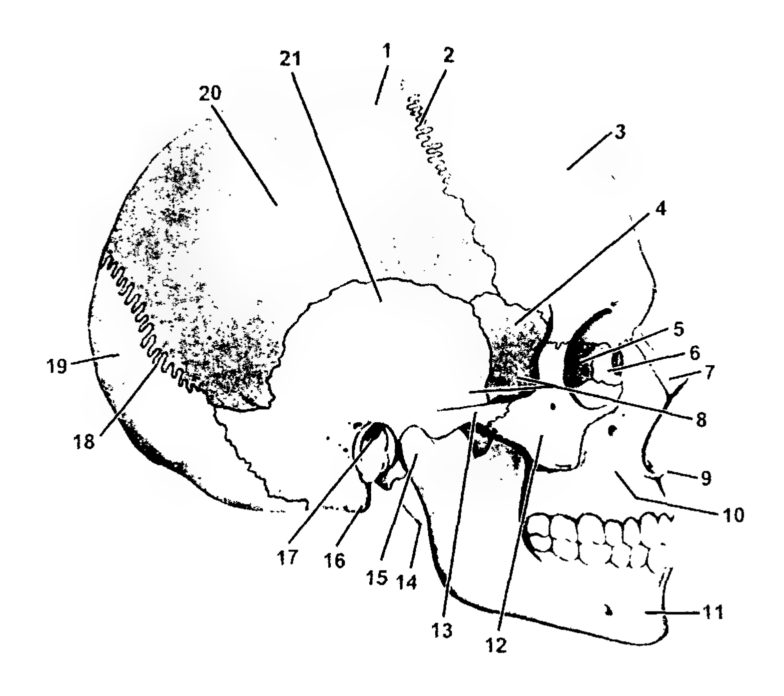


Рис. 145. *Черепа человека. Вид сбоку:*

1 – теменная кость; 2 – венечный шов; 3 – лобный бугор; 4 – височная поверхность большого крыла клиновидной кости; 5 – глазничная пластинка решетчатой кости; 6 – слезная кость; 7 – носовая кость; 8 – височная ямка; 9 – передняя носовая ость; 10 – тело верхней челюсти; 11 – нижняя челюсть; 12 – скуловая кость; 13 – скуловая дуга; 14 – шиловидный отросток; 15 – мыщелковый отросток нижней челюсти; 16 – сосцевидный отросток; 17 – наружный слуховой проход; 18 – ламбдовидный шов; 19 – чешуя затылочной кости; 20 – верхняя височная линия; 21 – чешуйчатая часть височной кости

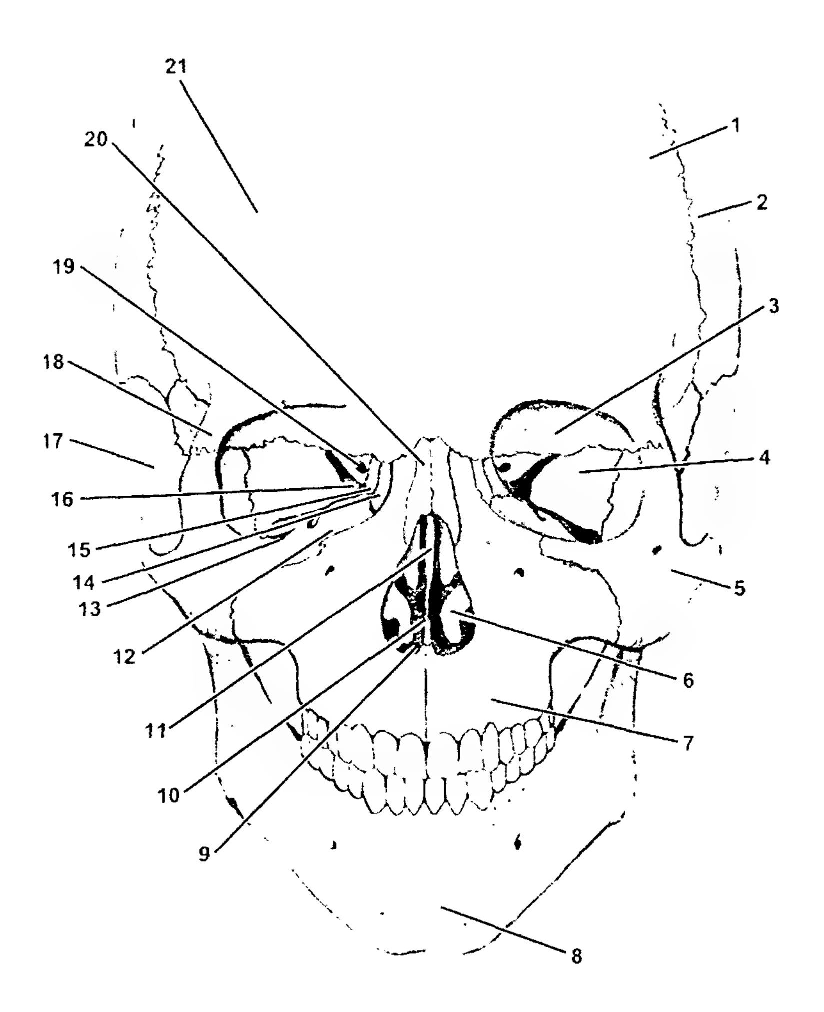


Рис. 146. *Череп человека. Вид спереди:*
1 – венечный шов; 2 – теменная кость; 3 – глазничная часть лобной кости; 4 – глазничная поверхность большого крыла клиновидной кости; 5 – скуловая кость; 6 – нижняя носовая раковина; 7 – верхняя челюсть; 8 – подбородочный выступ нижней челюсти; 9 – полость носа; 10 – сошник; 11 – перпендикулярная пластинка решетчатой кости; 12 – глазничная поверхность верхней челюсти; 13 – нижняя глазничная щель; 14 – слезная кость; 15 – глазничная пластинка решетчатой кости; 16 – верхняя глазничная щель; 17 – чешуйчатая часть височной кости; 18 – скуловой отросток лобной кости; 19 – зрительный канал; 20 – носовая кость; 21 – лобный бугор

Парная *теменная кость* участвует в формировании крыши (свода) черепа, в центре кости находится теменной бугор. Теменные кости участвуют в образовании свода черепа. *Затылочная кость,* участвующая в формировании свода и основания черепа, задней черепной ямки, состоит из четырех частей (базилярной впереди, двух боковых и чешуи), расположенных вокруг большого (затылочного) отверстия. Два овальных затылочных мыщелка, расположенных на наружной поверхности боковых частей, сочленяются с атлантом, образуя *атлантозатылочные суставы*, в которых совершаются кивательные движения и боковые наклоны головы.

Непарная воздухоносная *клиновидная кость* имеет тело, на верхней поверхности которого находится гипофизарная ямка, где залегает гипофиз. От тела в стороны отходят большие крылья, вверх и латерально – малые крылья, вниз – крыловидные отростки. Клиновидная кость участвует в формировании глазницы, передней черепной, подвисочных и крыловидно-нёбных ямок.

Наиболее сложно устроена парная воздухоносная *височная кость*, которая участвует в формировании свода и основания черепа и является вместилищем органа слуха и равновесия. Она состоит из пирамиды, в которой расположена барабанная полость и внутреннее ухо; барабанной части, в которой находится наружное слуховое отверстие и наружный слуховой проход; чешуйчатой части, на наружной поверхности которой располагается глубокая нижнечелюстная ямка, куда входит мыщелковый отросток нижней челюсти, образуя *височно-нижнечелюстной сустав*. Скуловой отросток, соединяясь со скуловой костью, формирует скуловую дугу.

Непарная воздухоносная *решетчатая кость* состоит из множества ячеек (решетчатые лабиринты), как бы подвешенных к решетчатой пластинке, через отверстия которой в полость черепа входят обонятельные нервы. От медиальных поверхностей лабиринтов с обеих сторон отходят тонкие изогнутые верхняя и средняя носовые раковины, свешивающиеся в полость носа.

Лицевой отдел черепа образован парными костями: верхними челюстями, нёбными, скуловыми, носовыми, слезными, нижними носовыми раковинами, а также непарными: сошником и нижней челюстью. К лицевому черепу относят и подъязычную кость. Основную массу скелета лицевого черепа образуют челюсти: две верхние и нижняя; другие мелкие кости участвуют в формировании стенок глазниц, носовой и ротовой полостей, определяя вместе с челюстями конфигурацию лицевого черепа. Развитие головного мозга, характер питания и членораздельная речь накладывают существенный отпечаток на строение лицевого черепа. Основную роль в этом играет небольшой (по сравнению с животными) скелет жевательного аппарата – челюстей и слабое развитие жевательных мышц, обусловленное характером питания человека разумного.

Верхняя челюсть – парная воздухоносная кость, которая состоит из тела, содержащего гайморову пазуху, и четырех отростков: лобного, скулового, нёбного и альвеолярного. Дуга последнего несет зубные альвеолы, отделенные друг от друга межальвеолярными перегородками. Нёбный отросток, соединяясь с одноименным отростком противоположной кости срединным швом, участвует в образовании твердого нёба. Верхняя челюсть участвует в формировании нижней стенки глазницы, боковой стенки полости носа, подвисочной и крыловидно-нёбной ямок.

Парная *нёбная кость*, примыкающая сзади к верхней челюсти, участвует в образовании полости носа, передней части твердого нёба, носовой перегородки, глазницы и крыловидно-нёбной ямки. Нёбная кость состоит из соединенных под прямым углом горизонтальной и перпендикулярной пластинок. Четырехугольные пластинки обеих нёбных костей, соединяясь между собой, образуют заднюю часть твердого нёба.

Нижняя носовая раковина – парная самостоятельная кость, которая расположена в носовой полости, отделяет средний носовой ход от нижнего. Парная,

очень тонкая и хрупкая *слезная кость* участвует в образовании медиальной стенки глазницы. Парная *скуловая кость* играет важную роль в создании рельефа лица, она укрепляет лицевой череп. Располагающийся на задней поверхности носа *сошник* образует большую часть носовой перегородки. Край сошника разделяет выход из полости носа на две хоаны.

Нижняя челюсть имеет подковообразную форму. Это единственная подвижная кость черепа, к которой прикрепляются жевательные мышцы. Она состоит из тела и соединенных с ним под углом в 110 – 130° двух ветвей. По средней линии виден обращенный кпереди *подбородочный выступ, являющийся отличительной чертой черепа человека разумного*. На задней поверхности челюсти по средней линии у человека имеется подбородочная ость (острие, шип), к которой прикрепляются мышцы. Верхний край тела нижней челюсти образует альвеолярную дугу, несущую 16 зубных альвеол. Передний отдел дуги закруглен, а сама альвеолярная часть тонкая, что также является одной из отличительных особенностей нижней челюсти человека. Ветви нижней челюсти направляются вверх и оканчиваются двумя отростками – венечным, к которому прикрепляется височная мышца, и мыщелковым, участвующим в образовании комбинированного *височно-нижнечелюстного сустава*, в котором осуществляются поднимание и опускание нижней челюсти, смещение ее вперед и назад, боковые движения.

Особое место среди костей занимает дугообразная *подъязычная кость*, расположенная в передней области шеи между гортанью и нижней челюстью и соединенная с костями черепа лишь связками и мышцами. Кость состоит из тела и двух пар рогов – больших и малых. От последних к шиловидным отросткам височных костей тянутся связки, которые как бы подвешивают кость к черепу.

Соединения костей черепа преимущественно *фиброзные (швы)*. В области лицевого черепа швы ровные, гладкие, плоские (гармоничные), у мозгового черепа –

зубчатые, а между теменной и чешуей височной кости – шов чешуйчатый. На основании черепа у ребенка имеются *хрящевые соединения (синхондрозы)*, которые с возрастом окостеневают, превращаясь в синостозы. Лишь нижняя челюсть образует с черепом подвижное соединение, височно-нижнечелюстной сустав.

Позвоночный столб соединяется с черепом *атлантозатылочными, срединным и латеральными атлантоосевыми суставами*, в которых осуществляются кивательные, вращательные движения, а также боковые наклоны головы.

Череп как целое. Отдельные кости, соединяясь между собой, формируют сложный и весьма совершенный череп человека, анатомия которого идеально соответствует выполняемым функциям. *Свод черепа* образован чешуей лобной и височной костей, латеральными частями больших крыльев клиновидной кости, теменными костями, верхней частью чешуи затылочной кости. Прочие кости и их части формируют основание черепа, которое прочно соединено с костями лицевого черепа. Очертание крыши черепа у взрослого человека овальное (у новорожденного – пятиугольное), при этом длина черепа больше его ширины. На крыше черепа видны швы: по срединной линии сагиттальный (стреловидный), образованный при соединении соответствующих краев теменных костей. Перпендикулярно к нему, т. е. во фронтальной плоскости, проходит венечный шов, соединяющий чешую лобной кости с теменными костями. Благодаря соединению теменных костей с затылочной чешуей формируется ламбдовидный шов, напоминающий соответствующую греческую букву ламбда. На верхнебоковой поверхности с каждой стороны видны теменные бугры. Задняя часть свода черепа образована большей частью затылочной и прилегающими к ней частями теменных и височных костей. Снаружи в центре затылочной кости виден наружный затылочный выступ (он прощупывается у живого человека).

При рассмотрении черепа сбоку видны лобная, теменная, височная, затылочная и клиновидная кости, а также *скуловая дуга*, образованная височным отростком скуловой кости и скуловым отростком височной кости, верхняя и нижняя челюсти и *две ямки: височная и крыловидно-нёбная.*

При изучении черепа спереди видны лобная область, глазницы, вход в полость носа, верхние и нижние челюсти с зубами и скуловые кости. Выпуклый лоб человека разумного образован чешуей лобной кости, на которой по бокам расположены лобные бугры. Надбровные дуги проходят над глазницами, а в надпереносье видна маленькая площадка – глабелла.

На лицевом черепе имеется ряд весьма важных образований. Парная *глазница* представляет собой полость, напоминающую по форме четырехгранную пирамиду с закругленными углами. Основание этой пирамиды обращено вперед и образует вход в глазницу, а верхушка направлена назад и медиально, в ней проходит канал зрительного нерва. В полости глазницы расположены глазное яблоко и вспомогательные образования органа зрения. У латерального края верхней стенки глазницы расположена ямка слезной железы.

Полость носа занимает центральное положение в лицевом черепе. На нижнем крае грушевидного отверстия выступает передняя носовая ость, продолжающаяся кзади в костную перегородку носа, которая делит его полость на две половины. Через парные хоаны полость носа сообщается с полостью глотки. На боковой стенке полости носа, как уже указывалось, выступают три носовые раковины, а также отростки лабиринтов решетчатой кости. Раковины делят боковой отдел полости носа на три носовых хода: нижний, средний и верхний, в которые открываются носослезный канал и полости воздухоносных костей.

Полость рта впереди и с боков ограничена (из костных структур) верхней и нижней альвеолярными дугами с зубами, частично телом и ветвью нижней челюсти, а сверху – твердым нёбом.

Наружное основание черепа образовано нижними поверхностями мозгового и лицевого черепа и простирается от зубов верхней челюсти спереди до верхней выйной линии сзади, а также от нижнего края скуловой дуги до противоположной (рис. 147). На наружном основании черепа спереди видно костное небо, сзади – большое затылочное отверстие с лежащими по бокам от него затылочными мыщелками, которые сочленяются с атлантом. По бокам расположены сосцевидные отростки, которые у человека развиты хорошо в связи с функцией грудино-ключично-сосцевидных мышц и вертикальным положением головы. Строением нижней поверхности мозга обусловлен сложный рельеф внутреннего основания черепа (рис. 148). Здесь различают три ямки. В передней из них лежат лобные доли полушарий большого мозга. Задние края малых крыльев клиновидной кости отделяют переднюю от более глубокой средней черепной ямки, в которой располагаются височные доли больших полушарий головного мозга, а в гипофизарной ямке турецкого седла – гипофиз. В центре самой глубокой задней черепной ямки видно большое (затылочное) отверстие. В задней черепной ямке расположены мозжечок, варолиев мост и продолговатый мозг. Основная роль в развитии и формировании черепа принадлежит головному мозгу, жевательным мышцам, зубам, органам чувств.

Возрастные особенности строения черепа. В процессе индивидуального развития череп претерпевает существенные изменения. У новорожденного ребенка швов нет, пространства между костями заполнены соединительной тканью. В участках, где сходятся несколько костей, имеется шесть родничков, закрытых соединительнотканными пластинками: два непарных (передний и задний) и два парных (клиновидный и сосцевидный). Самый крупный – передний, или лобный, родничок ромбовидной формы расположен там, где сближаются правая и левая половины лобной и обе теменные кости (рис. 149). Благодаря родничкам череп новорожденного очень

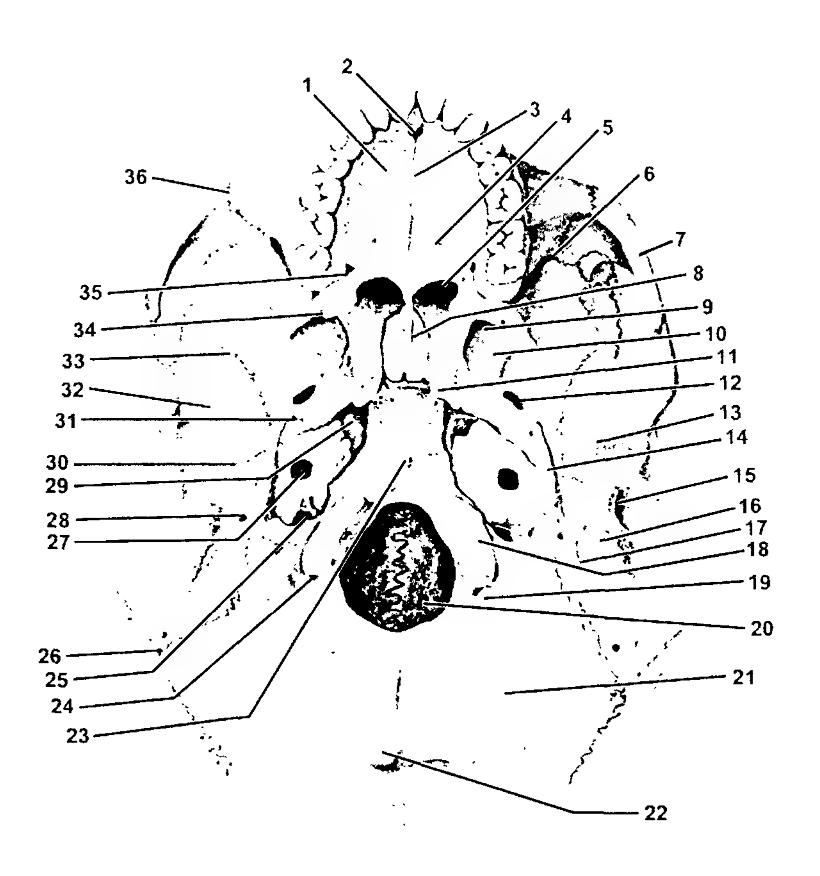


Рис. 147. *Наружное основание черепа:*
1 – нёбный отросток верхней челюсти; 2 – резцовое отверстие; 3 – срединный нёбный шов; 4 – поперечный нёбный шов; 5 – хоана; 6 – нижняя глазничная щель; 7 – скуловая дуга; 8 – крыло сошника; 9 – крыловидная ямка; 10 – латеральная пластинка крыловидного отростка; 11 – крыловидный отросток; 12 – овальное отверстие; 13 – нижнечелюстная ямка; 14 – шиловидный отросток; 15 – наружный слуховой проход; 16 – сосцевидный отросток; 17 – сосцевидная вырезка; 18 – затылочный мыщелок; 19 – мыщелковая ямка; 20 – большое (затылочное) отверстие; 21 – нижняя выйная линия; 22 – наружный затылочный выступ; 23 – глоточный бугорок; 24 – мыщелковый канал; 25 – яремное отверстие; 26 – затылочно-сосцевидный шов; 27 – наружное сонное отверстие; 28 – шилососцевидное отверстие; 29 – рваное отверстие; 30 – каменисто-барабанная щель; 31 – остистое отверстие; 32 – суставной бугорок; 33 – клиновидно-чешуйчатый шов; 34 – крыловидный крючок; 35 – большое нёбное отверстие; 36 – скуловерхнечелюстной шов

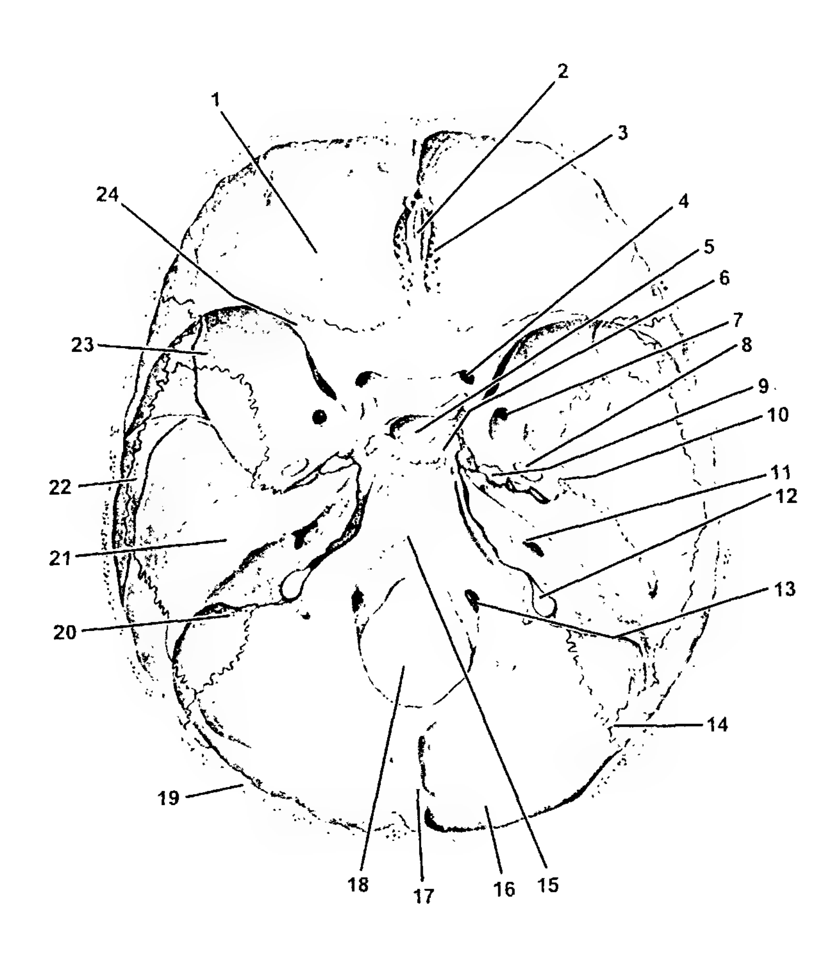


Рис. 148. *Внутреннее основание черепа:*
1 – глазничная часть лобной кости; 2 – петушиный гребень; 3 – решетчатая пластинка; 4 – зрительный канал; 5 – гипофизарная ямка; 6 – спинка седла; 7 – круглое отверстие; 8 – овальное отверстие; 9 – рваное отверстие; 10 – остистое отверстие; 11 – внутреннее слуховое отверстие; 12 – яремное отверстие; 13 – подъязычный канал; 14 – ламбдовидный шов; 15 – скат; 16 – борозда поперечного синуса; 17 – внутренний затылочный выступ; 18 – большое (затылочное) отверстие; 19 – затылочная чешуя; 20 – борозда сигмовидного синуса; 21 – пирамида (каменистая часть) височной кости; 22 – чешуйчатая часть височной кости; 23 – большое крыло клиновидной кости; 24 – малое крыло клиновидной кости

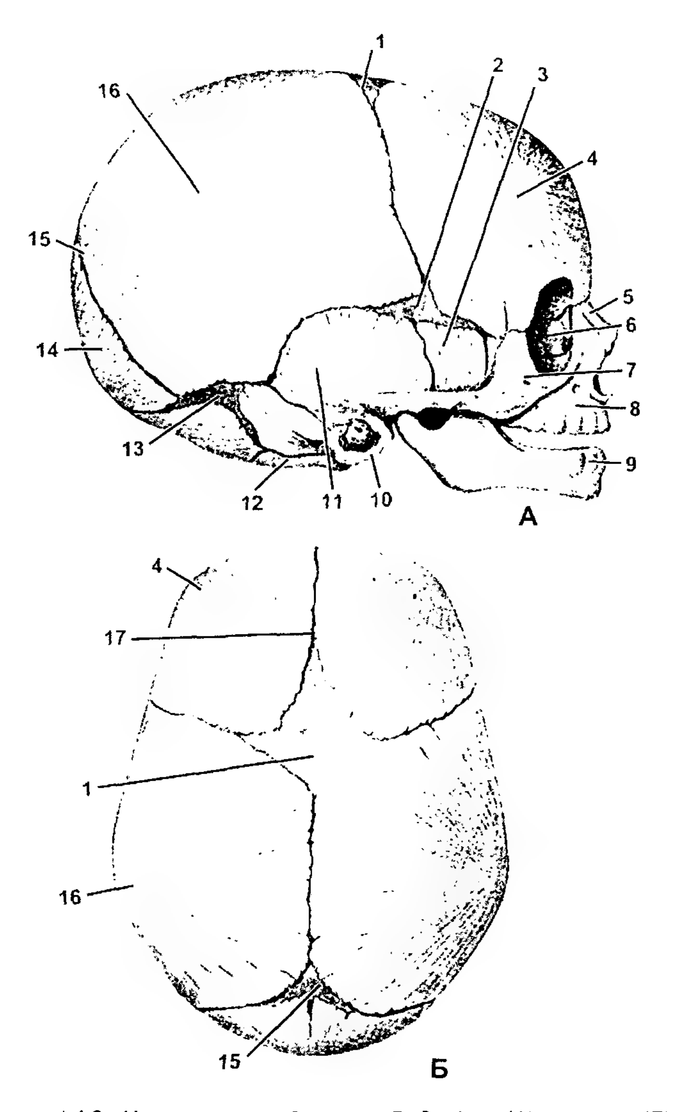


Рис. 149. *Череп новорожденного. Вид сбоку (А) и сверху (Б):*
1 – передний родничок; 2 – клиновидный родничок; 3 – большое крыло клиновидной кости; 4 – лобный бугор; 5 – носовая кость; 6 – слезная кость; 7 – скуловая кость; 8 – верхняя челюсть; 9 – нижняя челюсть; 10 – барабанное кольцо височной кости; 11 – чешуйчатая часть височной кости; 12 – латеральная часть затылочной кости; 13 – сосцевидный родничок; 14 – затылочная чешуя; 15 – задний родничок; 16 – теменной бугор; 17 – лобный шов

эластичен, его форма может изменяться. Во время прохождения головки плода через родовые пути края костной крыши черепа накладываются черепицеобразно один на другой, что и приводит к уменьшению его размеров. Формирование швов черепа заканчивается в основном к двум годам жизни, к этому времени закрываются и роднички.

Именно в области родничков прикладывали медики средневековья горячее железо при болезнях мозга и глаз. После того как формировался рубец, они еще долго вызывали раздражающими средствами нагноение, открывая тем самым, как они считали, путь для скапливающихся вредных веществ. Отсюда и происхождение термина fontanella – фонтанчик. А в конфигурации швов пытались видеть различные буквы, символы, якобы информирующие о судьбе человека.

Соотношения мозгового и лицевого черепа у взрослого и новорожденного различны. Лицо новорожденного ребенка короткое и широкое. Соотношение площади лицевого отдела к мозговому у новорожденного равно 1 : 8, у двухлетнего ребенка – 1 : 6, у пятилетнего – 1 : 4, у десятилетнего – 1 : 3, у взрослой женщины – 1 : 2,5, у взрослого мужчины – 1 : 2.

После рождения рост черепа происходит неравномерно.

1. *Период энергичного роста* – от рождения до семи лет. В течение первого года жизни череп растет более или менее равномерно. От года до трех лет особенно активно увеличивается его задняя часть, что связано с переходом ребенка на втором году жизни к прямохождению. На втором-третьем годах жизни в связи с окончанием прорезывания молочных зубов и усилением функции жевательных мышц значительно усиливается рост лицевого черепа, особенно его основания. К семи годам основание черепа достигает почти такой же длины, как у взрослого человека.

2. *Период замедленного роста* – от 7 до 12 – 13 лет (начало полового созревания). В это время в основном

растет свод мозгового черепа, объем его полости достигает 1200 – 1300 $см^3$.

3. *В третий период* – после 13 лет – активно растут лобный отдел мозгового и лицевой череп. Проявляются половые различия: у мальчиков лицевой череп растет в длину сильнее, чем у девочек, лицо удлиняется, поэтому если до периода половой зрелости у детей лица округлые, то после ее наступления у юношей, как правило, лицо вытягивается в длину, у девушек округлость сохраняется. Мужской череп в связи с большими общими размерами тела крупнее женского. Вместимость черепа у мужчин в среднем 1559 $см^3$, у женщин – 1347 $см^3$, но относительная вместимость черепа на 1 см длины тела у женщин даже больше, чем у мужчин. Мозговой череп относительно сильнее развит у женщин, а лицевой – у мужчин. Как правило, мужской череп отличается выраженным рельефом в связи с более сильным развитием прикрепляющихся к нему мышц, у женщин рельеф черепа более сглаженный. Зарастание швов начинается в возрасте 20 – 30 лет, причем у мужчин несколько раньше, чем у женщин.

4. *Четвертый период – преобразования черепа в пожилом и старческом возрасте.* В связи с выпадением зубов альвеолярные отростки верхней и альвеолярная часть нижней челюстей уменьшаются, жевательная функция ослабевает, мышцы частично атрофируются, изменяются. Челюсти утрачивают массивность, однако, если зубы сохраняются, эти изменения не происходят. В силу уменьшения эластичности череп становится более хрупким и легким.

Скелет конечностей

Конечности образованы поясами и свободными элементами, которые, в свою очередь, подразделены на три сегмента: верхний (проксимальный) имеет одну кость, средний – две и нижний – множество костей. Кости образуют систему рычагов. Скелеты верхней

и нижней конечностей гомологичны. Пояс верхней конечности сформирован с каждой стороны двумя костями – лопаткой и ключицей, которые прикреплены к грудной клетке с помощью мышц и связок, а спереди посредством ключицы сочленяются с грудиной. Проксимальный отдел скелета свободной верхней конечности образован плечевой костью, средний – лучевой и локтевой костями и дистальный – 27 костями, которые, в свою очередь, подразделяются на три части: запястье, пясть и фаланги пальцев. Пояс нижних конечностей образован двумя тазовыми костями, каждая из которых сзади сочленяется с крестцом, а спереди – друг с другом. Скелет свободной нижней конечности также состоит из проксимального (бедро), среднего (большеберцовая и малоберцовая кости) и дистального сегментов – 26 костей стопы, также подразделяющейся на три части: предплюсну, плюсну и фаланги пальцев.

Только у человека разумного функция конечностей четко разграничена: верхние являются органом труда, нижние – опоры и передвижения. Особенности анатомического строения руки являются морфологической основой ее функции – труда, специфического только для человека разумного. Длинная ключица, соединяющая свободную верхнюю конечность с костями туловища и отодвигающая руку от него, способствует увеличению объема движений в плечевом суставе. Соединения свободной верхней конечности, особенно в области предплечья и кисти (в первую очередь седловидный запястно-пястный сустав большого пальца), и высокодифференцированные мышцы позволяют выполнять многообразные тонкие и сложные трудовые процессы. Скелет нижней конечности, являющейся у человека органом опоры и перемещения тела в пространстве, состоит из более толстых и массивных костей, соединенных между собой менее подвижными, чем у верхних конечностей, сочленениями.

Кости пояса верхней конечности (рис. 150). *Ключица* – парная, S-образно изогнутая трубчатая кость, которая сочленяется с грудиной и с акромиальным отростком лопатки, образуя *грудино-ключичный* и *акромиально-ключичный* суставы. В этих суставах осуществляются опускание и поднимание ключицы, ее движение вперед и назад, а также вращение и круговые движения.

Лопатка – плоская кость треугольной формы, прилегающая к задней поверхности грудной клетки своей реберной поверхностью. Ее дорсальная поверхность разделена костной остью на две ямки – надостную и подостную, в которой залегают одноименные мышцы. Ость продолжается латерально и кпереди в акромион, сочленяющийся с ключицей. Латеральный угол лопатки заканчивается утолщением с углубленной суставной впадиной, участвующей в образовании *плечевого сустава*.

С глубокой древности лопатке уделяли очень большое внимание. Гадание по лопатке – скапулимантия – было широко распространено у древних греков и арабов. Для предсказаний также использовали лопатку оленей, баранов. Однако насечки на найденных лопатках мамонтов интерпретируют ныне как фиксацию фаз луны.

Кости свободной верхней конечности. *Плечевая кость* – длинная трубчатая кость, состоящая из цилиндрического тела, которое внизу приобретает трехгранную форму, вверху имеет шаровидную головку, сочленяющуюся с лопаткой, образуя шаровидный многоосный *плечевой сустав*, который у человека в связи с прямохождением наиболее свободен. В плечевом суставе осуществляется сгибание и разгибание руки, ее отведение и приведение, вращение кнаружи и кнутри, а также круговое движение. Движение руки выше плеча происходит благодаря тому, что вся конечность движется вместе с плечевым поясом. Внизу плечевая

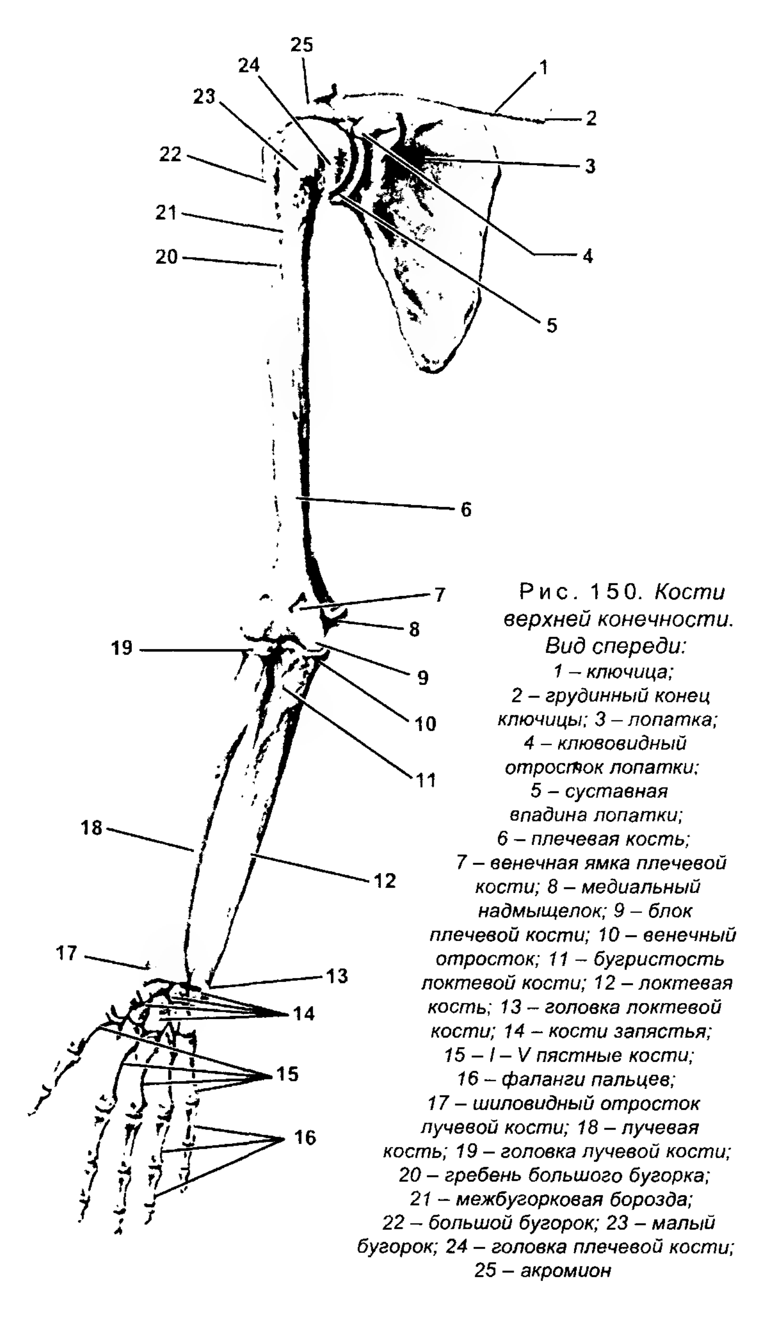


Рис. 150. *Кости верхней конечности. Вид спереди:*
1 – ключица; 2 – грудинный конец ключицы; 3 – лопатка; 4 – клювовидный отросток лопатки; 5 – суставная впадина лопатки; 6 – плечевая кость; 7 – венечная ямка плечевой кости; 8 – медиальный надмыщелок; 9 – блок плечевой кости; 10 – венечный отросток; 11 – бугристость локтевой кости; 12 – локтевая кость; 13 – головка локтевой кости; 14 – кости запястья; 15 – I – V пястные кости; 16 – фаланги пальцев; 17 – шиловидный отросток лучевой кости; 18 – лучевая кость; 19 – головка лучевой кости; 20 – гребень большого бугорка; 21 – межбугорковая борозда; 22 – большой бугорок; 23 – малый бугорок; 24 – головка плечевой кости; 25 – акромион

кость заканчивается сложно устроенным мыщелком, образованным блоком и головкой, сочленяющимися с обеими костями предплечья.

Локтевая кость – длинная, трубчатая, ее тело напоминает трехгранную призму. Более массивный верхний эпифиз сочленяется с плечевой и локтевой костями. Нижний эпифиз локтевой кости (ее головка) сочленяется с лучевой костью. Длинная трубчатая

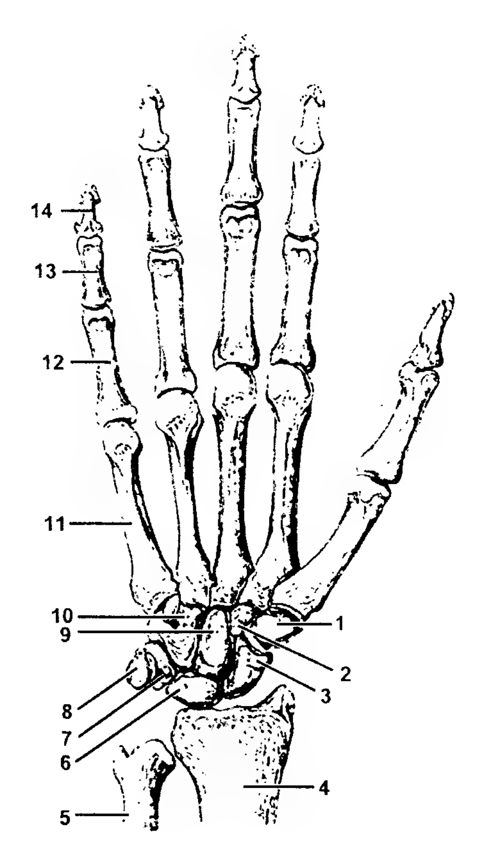


Рис. 151. *Кости правой кисти (ладонная поверхность):*
1 – кость-трапеция; 2 – трапециевидная кость; 3 – полулунная кость; 4 – лучевая кость; 5 – локтевая кость; 6 – полулунная кость; 7 – трехгранная кость; 8 – гороховидная кость; 9 – головчатая кость; 10 – крючковидная кость; 11 – пястная кость; 12 – проксимальная фаланга; 13 – средняя фаланга; 14 – дистальная фаланга

лучевая кость имеет головку, которая сочленяется с плечевой и локтевой костями. Сложный *локтевой сустав* образован тремя суставами: плечелоктевым, плечелучевым и верхним лучелоктевым. В этом суставе осуществляется сгибание и разгибание предплечья, его вращение (пронация и супинация). Нижний эпифиз лучевой кости сочленяется с верхним рядом костей запястья и локтевой костью.

Кисть делится на три отдела: запястье, пясть и пальцы (рис. 151). Восемь костей *запястья* располагаются в два ряда. В проксимальном лежат (начиная от лучевого края) ладьевидная, полулунная, трехгранная, гороховидная (сесамовидная кость); в дистальном – кость-трапеция (большая многоугольная), трапециевидная, головчатая и крючковидная. Кости запястья сочленяются между собой, кости верхнего ряда – с запястной суставной поверхностью лучевой кости, образуя эллипсоидный *лучезапястный* сустав, в котором осуществляется сгибание, разгибание, приведение и отведение кисти. Кости, расположенные в дистальном ряду запястья, соединяясь между собой и со второй – пятой пястными костями, образуют суставы, укрепленные связками. Они формируют *твердую основу кисти*, которая отличается большой прочностью. Кости запястья образуют костный свод, обращенный выпуклостью к тылу кисти, а вогнутостью в сторону ладони. Благодаря этому формируется борозда запястья, в которой проходят сухожилия пальцев.

Пясть состоит из пяти костей, каждая из которых представляет собой короткую трубчатую кость, сочленяющуюся с проксимальной фалангой соответствующего пальца, образуя *пястно-фаланговый сустав,* и с костями запястья, образуя *запястно-пястные суставы*. Особенно важен седловидный *запястно-пястный* сустав большого пальца. В нем совершаются разнообразные движения, среди которых большую роль в трудовой деятельности играет противопоставление большого пальца остальным. В древности пленным отрубали этот

палец, дабы они не могли взять в руки оружие; аналогично поступали и с гребцами на галерах. В пястно-фаланговых суставах осуществляется сгибание и разгибание, приведение и отведение пальца.

Скелет пальцев образован короткими трубчатыми костями – *фалангами*. У первого пальца – две фаланги, у второго, третьего и четвертого – по три. Фаланги сочленяются между собой, образуя блоковидные *межфаланговые суставы*, в которых совершается сгибание и разгибание фаланг.

Со времен палеолита известны изображения кисти, найденные на камнях, всевозможных предметах, дверях и стенах домов, надгробных памятниках. Существует большая литература как о каждом пальце кисти, их предназначении, символике, так и о всей кисти. Весьма сложны не только функции, но и теории происхождения асимметрии, а также мифологические представления о правой руке и ее отличиях от левой.

Кости нижней конечности

Нижняя конечность человека является органом опоры и передвижения, и ее строение наилучшим образом приспособлено к выполнению этих важных функций. Конечность состоит из пояса – это тазовые кости, между которыми сзади как бы вклинивается крестец, и свободной нижней конечности (рис. 152).

Кости пояса нижней конечности. Тазовая кость – парная плоская кость, образована подвздошной, лобковой и седалищной костями, срастающимися между собой ко времени полового созревания в области вертлужной впадины – глубокой ямки, сочленяющейся с головкой бедренной кости. Подвздошная кость расположена над впадиной, лобковая – кпереди и книзу, седалищная – книзу и сзади от нее. Седалищная и лобковая кости ограничивают крупное запирательное отверстие овальной формы, затянутое соединительнотканной запирательной мембраной.

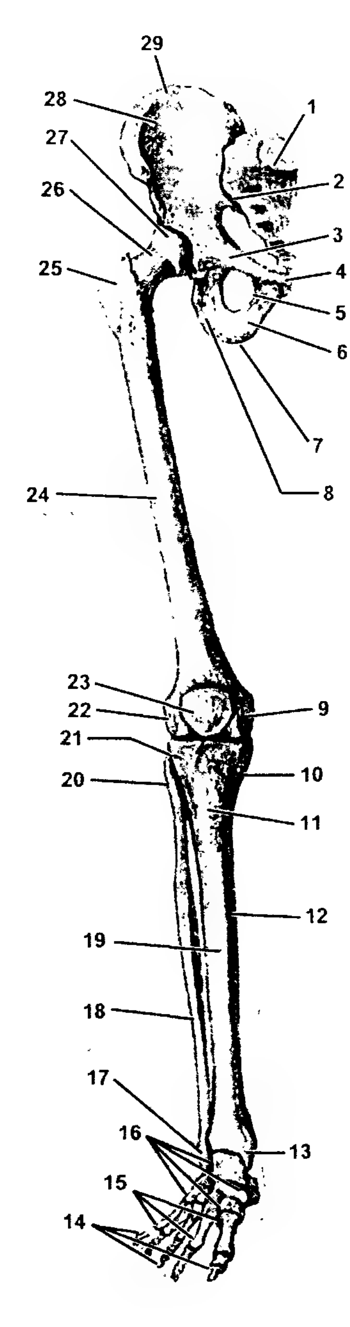


Рис. 152. *Кости нижней конечности. Вид спереди:*

1 – крестец; 2 – крестцово-подвздошный сустав; 3 – верхняя ветвь лобковой кости; 4 – симфизиальная поверхность лобковой кости; 5 – нижняя ветвь лобковой кости; 6 – ветвь седалищной кости; 7 – седалищный бугор; 8 – тело седалищной кости; 9 – медиальный надмыщелок бедренной кости; 10 – медиальный мыщелок большеберцовой кости; 11 – бугристость большеберцовой кости; 12 – тело большеберцовой кости; 13 – медиальная лодыжка; 14 – фаланги пальцев; 15 – кости плюсны; 16 – кости предплюсны; 17 – латеральная лодыжка; 18 – малоберцовая кость; 19 – передний край большеберцовой кости; 20 – головка малоберцовой кости; 21 – латеральный мыщелок большеберцовой кости; 22 – латеральный надмыщелок бедренной кости; 23 – надколенник; 24 – бедренная кость; 25 – большой вертел бедренной кости; 26 – шейка бедренной кости; 27 – головка бедренной кости; 28 – крыло подвздошной кости; 29 – подвздошный гребень

Седалищная кость имеет тело, которое участвует в образовании вертлужной впадины, а ее ветвь ограничивает запирательное отверстие и образует мощный седалищный бугор, хорошо выраженный у человека разумного. *Лобковая кость* также имеет тело, участвующее в формировании вертлужной впадины, и две ветви – верхнюю и нижнюю, соединяющиеся между собой под углом. На медиальной поверхности угла имеется симфизиальная поверхность, которая, соединяясь с такой же поверхностью противоположной кости, образует лобковый симфиз.

Подвздошная кость состоит из массивного тела и тонкого крыла, оканчивающегося подвздошным гребнем. Вогнутая внутренняя поверхность крыла подвздошной кости формирует подвздошную ямку. Крестцово-тазовая поверхность несет на себе ушковидную поверхность, сочленяющуюся с одноименной поверхностью крестца, образуя плоский *крестцово-подвздошный сустав*, укрепленный мощными связками, в котором практически движения отсутствуют. Благодаря этому образуется прочное тазовое кольцо, имеющее арочное строение, несущее на себе тяжесть туловища и передающее ее массивным костям свободной нижней конечности.

Таз состоит из двух отделов – большого таза и малого таза, которые отделены один от другого пограничной линией, образованной дугообразной линией (правой и левой) подвздошных костей и гребнями лобковых, сзади – мысом крестца, впереди – верхним краем лобкового симфиза. *Большой таз* образован крыльями подвздошных костей и телом V поясничного позвонка. *Малый таз* ограничен ветвями лобковых и седалищных костей, седалищными буграми, крестцово-бугорными связками, крестцом и копчиком. Передняя стенка таза короткая – это описанный выше симфиз. Длинная задняя стенка таза образована крестцом и копчиком, боковые стенки – внутренними поверхностями тазовых костей и мощными связками (крестцово-бугорной и крестцово-остистой).

У женщин таз шире и короче, объем его и все размеры больше, чем у мужчин. Кости женского таза тоньше, чем у мужчин. Крестец мужчины более узкий и вогнутый, а мыс выдается вперед, у женщин крестец широкий и уплощенный, а мыс выражен в меньшей степени. Угол, под которым соединяются нижние ветви лобковых костей (подлобковый угол), у мужчин острый (около 70 – 75°), у женщин приближается к прямому и даже тупому (90 – 100°). Седалищные бугры и крылья подвздошных костей у женщин расположены дальше друг от друга. Нижнее отверстие женского таза шире, чем у мужчин, оно имеет форму поперечного овала. Итак, половые отличия женского таза сводятся в основном к его большим размерам, большему объему и увеличению нижнего отверстия (рис. 153). Это связано с выполнением основной функции – таз женщины является вместилищем развивающегося в матке плода, который во время родов покидает полость таза через нижнюю апертуру. Половые различия таза начинают проявляться в возрасте 8 – 10 лет.

Кости свободной нижней конечности. *Бедренная кость* – наиболее крупная, массивная трубчатая кость скелета человека. Существует прямая корреляция между ее длиной и ростом человека. Шаровидная головка бедренной кости сочленяется с вертлужной впадиной тазовой кости, образуя шаровидный многоостный *тазобедренный сустав*, в котором осуществляются сгибание и разгибание бедра, его отведение и приведение, вращение внутрь и кнаружи, круговые движения. Длинная шейка, соединяющая головку с телом бедренной кости, расположена под углом к последнему. У мужчин этот угол тупой (около 130°), у женщин почти прямой. Тотчас под шейкой латерально расположен большой вертел, с медиальной стороны находится малый вертел. Изогнутое вперед тело бедренной кости цилиндрической формы характерно только для человека разумного. Наиболее сложно устроен нижний эпифиз бедренной кости, на котором находятся два мощных

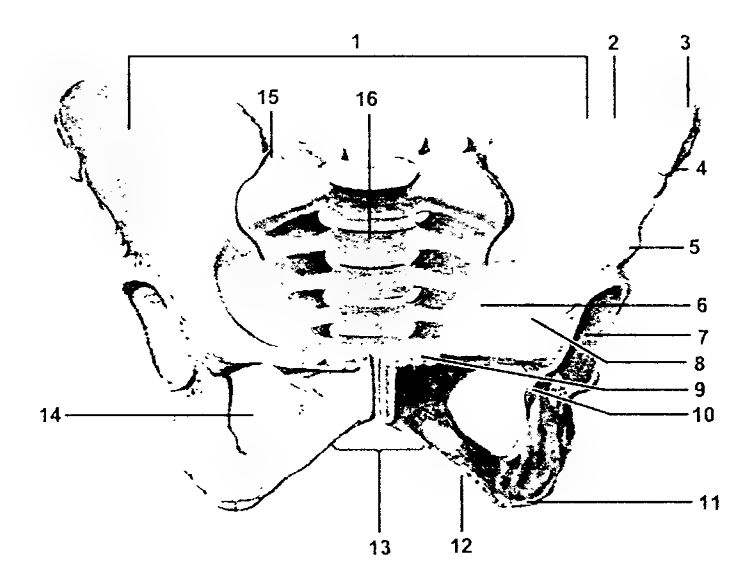


Рис. 153. *Женский таз:*
1 – большой таз; 2 – крыло подвздошной кости; 3 – подвздошный гребень; 4 – верхняя передняя подвздошная кость; 5 – нижняя передняя подвздошная кость; 6 – малый таз; 7 – вертлужная впадина; 8 – тело лобковой кости; 9 – лобковый бугорок; 10 – тело седалищной кости; 11 – седалищный бугор; 12 – ветвь седалищной кости; 13 – лобковая дуга; 14 – запирательное отверстие; 15 – правый крестцово-подвздошный сустав; 16 – крестец

мыщелка, разделенные глубокой межмыщелковой ямкой, переходящей впереди в надколенниковую поверхность. *Надколенник* представляет собой сесамовидную кость, лежащую в толще сухожилия четырехглавой мышцы бедра, легко прощупывающуюся у живого человека.

Массивная длинная трубчатая *большеберцовая кость* – единственная из двух костей голени, которая сочленяется с бедренной. Мощный широкий верхний эпифиз имеет два мыщелка, несущие на своих верхних концах суставные поверхности. Для достижения соответствия формы мыщелков бедра суставным поверхностям большеберцовой кости между ними находятся два хрящевых мениска. На боковой поверхности

латерального мыщелка большеберцовой кости имеется суставная поверхность, сочленяющаяся с головкой малоберцовой кости. В образовании двухостного сложного комплексного *коленного сустава* участвуют нижний эпифиз бедренной кости, надколенник и верхний эпифиз большеберцовой кости. В коленном суставе осуществляется сгибание и разгибание голени, а при ее полусогнутом положении и вращение. Трехгранное тело большеберцовой кости переходит в ее нижний эпифиз, примерно четырехугольной формы, который несет на себе нижнюю суставную поверхность для сочленения с таранной костью стопы. Медиальный конец его оттянут и образует медиальную лодыжку.

Тонкая длинная трубчатая *малоберцовая кость* имеет головку, на которой расположена суставная поверхность для сочленения с верхним эпифизом большеберцовой кости. Трехгранное тело внизу оканчивается утолщенной латеральной лодыжкой, снабженной суставной поверхностью.

В стопе различают предплюсну, плюсну и пальцы (рис. 154). Кости *предплюсны*, испытывающие большую нагрузку, массивные, прочные. Это семь коротких костей, расположенных в два ряда. В проксимальном (заднем) – таранная и пяточная кости, в дистальном

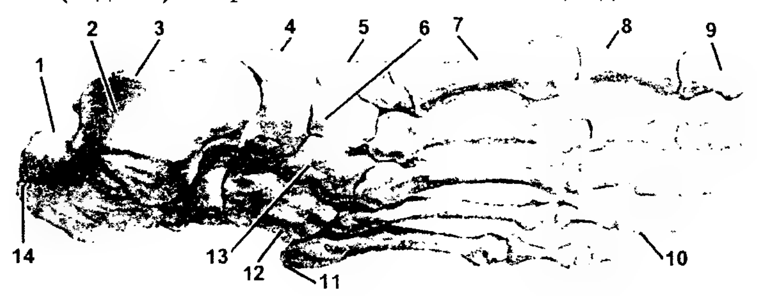


Рис. 154. *Кости правой стопы:*
1 – пяточная кость; 2 – блок таранной кости; 3 – таранная кость; 4 – ладьевидная кость; 5 – медиальная клиновидная кость; 6 – промежуточная клиновидная кость; 7 – I плюсневая кость; 8 – проксимальная фаланга; 9 – дистальная фаланга; 10 – средняя фаланга; 11 – бугристость V плюсневой кости; 12 – кубовидная кость; 13 – латеральная клиновидная кость; 14 – пяточный бугор

(переднем) латерально располагается кубовидная кость, медиально – узкая ладьевидная и впереди нее – три клиновидные кости. Нижняя суставная поверхность большеберцовой кости и суставные поверхности лодыжек образуют вилку, которая охватывает блок таранной кости сверху и с боков, образуя сложный блоковидный *голеностопный сустав*, в котором осуществляется тыльное и подошвенное сгибание стопы.

Кости предплюсны соединены между собой множеством суставов. Наиболее крупная пяточная кость соединяется с таранной костью вверху и кубовидной спереди. Ладьевидная, кубовидная и три клиновидные кости соединяются между собой, а первые две, кроме того, – с пяточной и таранной; клиновидная и кубовидная – с плюсневыми костями. Многочисленные соединения костей стопы укреплены прочными связками. В межплюсневых суставах движения чаще всего сочетанные: вращение пяточной кости вместе с ладьевидной и передним концом стопы вокруг косой сагиттальной оси. При вращении стопы внутрь (пронация) ее латеральный край поднимается, при вращении кнаружи (супинация) медиальный край приподнимается, тыльная поверхность стопы поворачивается в латеральную сторону.

Пять коротких трубчатых *плюсневых* костей своими основаниями сочленяются с клиновидными и кубовидной костями, образуя малоподвижные *предплюсне-плюсневые суставы*, а своими головками – с основаниями соответствующих проксимальных фаланг.

Скелет пальцев образован короткими трубчатыми костями – *фалангами*. Количество их соответствует фалангам пальцев кисти, однако они отличаются небольшими размерами. Каждая проксимальная фаланга своим основанием сочленяется с соответствующей плюсневой костью. В эллипсоидных двухостных *плюсне-фаланговых суставах* производится сгибание, разгибание, приведение и отведение пальцев. Головка проксимальной фаланги сочленяется со средней фалангой,

последние – с основаниями дистальных фаланг. В блоковидных одноостных *межфаланговых суставах* осуществляется сгибание и разгибание.

Стопа человека – орган опоры и передвижения – несет на себе всю тяжесть человеческого тела. Это накладывает существенный отпечаток на ее строение и характер соединения костей. *Стопа построена по типу прочной и упругой сводчатой арки с короткими пальцами.* Основные особенности строения стопы современного человека разумного – это наличие сводов, прочность, пронированное положение, укрепление медиального края, укорочение пальцев, укрепление и приведение первого пальца, который, в отличие от большого пальца кисти, не противопоставляется остальным, и расширение его дистальной фаланги. Формирование сводов обусловлено тем, что кости медиального края предплюсны лежат выше, чем кости латерального края. Следует подчеркнуть, **что лишь у человека разумного имеется сводчатая стопа.** Она представлена пятью продольными и одним поперечным сводами (дугами), которые обращены выпуклостью кверху (рис. 155). Своды образованы сочленяющимися между собой костями предплюсны и плюсны. Каждый *продольный свод* начинается от одной и той же точки пяточной кости,

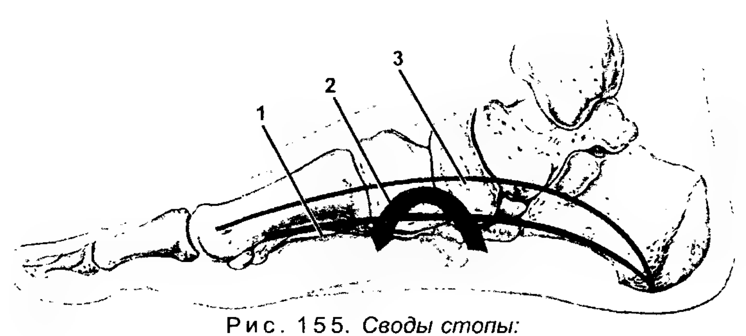


Рис. 155. *Своды стопы:*
1 – латеральный продольный свод; 2 – поперечный свод; 3 – медиальный продольный свод

включает кости предплюсны и соответствующую плюсневую кость. В образовании первого свода (медиального) участвует таранная кость. Стопа в целом имеет три точки опоры: пяточный бугор и головки первой и пятой плюсневых костей. Продольные своды имеют неодинаковую высоту, наиболее высокий из них – второй свод (вторая дуга). В результате формируется *поперечный свод* стопы, в образовании которого принимают участие ладьевидная, клиновидные и кубовидные кости. Конструкция стопы в виде сводчатой арки у живого человека поддерживается благодаря форме костей, прочности связок (пассивные «затяжки» стопы) и тонусу мышц (активные «затяжки»). В соединениях костей стопы особенно ярко проявляется диалектическая зависимость структуры и функции. С помощью специальных упражнений можно добиться изумительной гибкости позвоночника, увеличить объем движений во всех суставах и предотвратить их возрастные изменения.

➲ Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Перечислите основные функции скелета.
2. Что такое хондрон? Как он построен?
3. Что такое остеон? Как он построен?
4. По каким основным признакам классифицируются кости?
5. Чем обеспечивается прочность кости (механические свойства)?
6. От чего зависят форма и рельеф костей?
7. Какие группы соединений костей друг с другом выделяют в анатомии?
8. Дайте анатомическую и функциональную характеристики каждому виду соединения костей.
9. Назовите составные части, обязательные для каждого сустава.
10. Назовите виды суставов по форме их суставных поверхностей.

11. Какие кости относят с суставному скелету?

12. В чем причина снижения подвижности суставов по мере увеличения возраста человека?

13. Какие части выделяют у позвонка?

14. Чем отличаются I и II шейные позвонки от остальных позвонков и с чем это связано?

15. Назовите и охарактеризуйте анатомические структуры, участвующие в образовании грудной клетки.

16. Сколько костей и какие входят в состав мозгового черепа? С какими костями соединяется каждая кость?

17. Сколько костей и какие входят в состав лицевого черепа? С какими костями соединяется каждая кость?

18. Какие придаточные полости (пазухи) носа вы знаете? Где они располагаются? В какие носовые ходы они открываются?

19. Каковы отличительные особенности черепа новорожденного ребенка?

20. Какими костями ограничены роднички черепа новорожденного? В какие сроки каждый родничок зарастает?

21. Какие формы черепа вы знаете? Какие отличия имеют черепа разной формы?

22. Чем отличается мужской череп от женского?

23. Какие свойства в строении черепа появились у человека в связи с вертикальным положением тела (прямохождением)?

24. Какие выделяют периоды роста и развития черепа?

25. Какие соединения позвонков друг с другом вы знаете? Как они построены в различных отделах позвоночного столба?

26. Расскажите, какие имеются соединения черепа с позвоночным столбом.

27. Какие изгибы позвоночного столба вы знаете? В каком возрасте и по какой причине они появляются?

28. Вокруг каких осей возможны движения у позвоночного столба?

29. Назовите суставные поверхности на костях верхней конечности. Для чего предназначена каждая такая поверхность?

30. Назовите кости верхней и нижней конечностей.

31. Дайте сравнительную характеристику костей верхней и нижней конечностей в связи с их различными функциями у человека.

32. Назовите суставы верхней конечности.

33. Назовите суставы нижней конечности.

34. Сколько костей входит в состав кисти?

35. Сколько костей входит в состав стопы?

36. В каком возрасте заканчивается сращение костей таза в единую тазовую кость?

37. Какие особенности строения плечевого сустава позволяют выполнять в нем различные движения с большим размахом?

38. Какие особенности строения суставов кисти позволяют противопоставлять первый (большой) палец остальным пальцам?

39. Какие признаки отличают мужской таз от женского?

40. Какие своды стопы вы знаете? Какие образования служат пассивными и активными затяжками этих сводов?

41. Какова зависимость между строением костей и их функцией?

АКТИВНАЯ ЧАСТЬ ОПОРНО-ДВИГАТЕЛЬНОГО АППАРАТА

СКЕЛЕТНЫЕ МЫШЦЫ

И. М. Сеченов в книге «Рефлексы головного мозга» пишет: «Все бесконечное разнообразие внешних проявлений мозговой деятельности сводится окончательно к одному лишь явлению – мышечному движению. Смеется ли ребенок при виде игрушки, улыбается ли Гарибальди, когда его гонят за излишнюю любовь к Родине, дрожит ли девушка при первой мысли о любви, создает ли Ньютон мировые законы и пишет их на бумаге – везде окончательным фактом является мышечное движение».

Скелетные мышцы приводят в движение кости, активно изменяют положение тела человека, участвуют в образовании стенок ротовой, брюшной полостей, таза, входят в состав стенок глотки, верхней части пищевода, гортани, осуществляют движения глазного яблока и слуховых косточек, дыхательные и глотательные движения. Скелетные мышцы удерживают тело человека в равновесии, перемещают его в пространстве. Общая масса скелетной мускулатуры у новорожденного ребенка 20 – 22% массы тела; у взрослого человека достигает 40%; у пожилых и старых людей уменьшается до 25 – 30%. У человека около 400 поперечнополосатых мышц, сокращающихся произвольно под воздействием импульсов, поступающих по нервам из центральной нервной системы.

Пучки поперечнополосатых мышечных волокон образуют скелетные мышцы, которые иннервируются мотонейронами – двигательными нейронами передних рогов спинного мозга (см. раздел «Спинной мозг»). В зависимости от ряда морфофизиологических показателей (толщины волокон, содержания в них миоглобина, количества митохондрий, активности окислительных

ферментов) различают красные, белые и промежуточные поперечнополосатые мышечные волокна. *Красные волокна* богаты саркоплазмой, миоглобином и митохондриями, активность окислительных ферментов в них высокая, однако они самые тонкие, количество миофибрилл в них невелико, и они расположены группами. Более толстые *промежуточные волокна* беднее миоглобином и митохондриями. И наконец, самые толстые *белые волокна* содержат меньше всего саркоплазмы, миоглобина и митохондрий, но количество миофибрилл в них больше, и располагаются они равномерно, в них ниже активность окислительных ферментов. Структура и функция волокон неразрывно связаны между собой. С функциональной точки зрения, мышца состоит из двигательных единиц. Каждая *двигательная единица* – это группа мышечных волокон (миосимпластов), иннервируемых одним двигательным нейроном передних рогов спинного мозга, которые сокращаются одновременно. У человека двигательная единица, как правило, состоит из 150 (и более) мышечных волокон, причем в различных мышцах число волокон, входящих в состав двигательной единицы, различно. Так, например, в наружной прямой мышце глаза человека двигательная единица включает 13 – 20 мышечных волокон, в двуглавой мышце плеча – 750 – 1000, в медиальной головке икроножной мышцы – 1500 – 2000 (И. Рюэгг, 1985). Будучи иннервируемыми одним двигательным нейроном, все мышечные волокна одной двигательной единицы сокращаются одновременно, но различные двигательные единицы могут сокращаться как одновременно, так и последовательно.

Поперечнополосатые мышечные волокна одной двигательной единицы идентичны по своему строению и функциональным особенностям. Различают две разновидности двигательных единиц: медленные и быстрые. *Медленные двигательные единицы* состоят из небольшого числа богатых митохондриями и окислительными ферментами красных мышечных волокон,

которые хорошо кровоснабжаются (4 – 6 капилляров на одно мышечное волокно). Такие двигательные единицы развивают небольшую силу, сокращаются медленно, выполняют длительную работу умеренной мощности, практически не утомляясь.

Быстрые двигательные единицы, в свою очередь, подразделяются на две группы: легко утомляемые и устойчивые к утомлению. Легко утомляемые образованы большим количеством белых мышечных волокон, они сокращаются с большой скоростью, развивая при этом большую силу, однако быстро утомляются. Эти двигательные единицы способны выполнять большую работу в течение короткого времени. *Быстрые, устойчивые к утомлению двигательные единицы* сильные и сокращаются быстро. Они образованы промежуточными волокнами, которые по своим морфофункциональным особенностям занимают положение между медленными неутомляемыми (красные) и быстрыми утомляемыми (белые).

Скелетные мышцы человека содержат мышечные волокна всех типов, однако в зависимости от функции мышцы в ней преобладает тот или иной тип волокон. Например, в четырехглавой мышце бедра человека относительное количество красных волокон (медленных единиц) колеблется в пределах от 40 до 98%. В то же время соотношение тех и других в каждой мышце строго индивидуально и детерминировано генетически (D. R. Wilkie, 1976). Чем больше в мышцах белых (быстрых) волокон, тем человек лучше приспособлен к выполнению физической работы, требующей большой силы и скорости; чем больше красных (медленных) волокон, тем выносливее человек. Аналогичные отношения и у животных. У длительно летающих птиц, например, в грудных мышцах преобладают красные волокна, в то время как у нелетающих кур – белые.

Мышца как орган состоит из пучков поперечнополосатых мышечных волокон, каждое из которых покрыто соединительнотканной оболочкой (эндомизий).

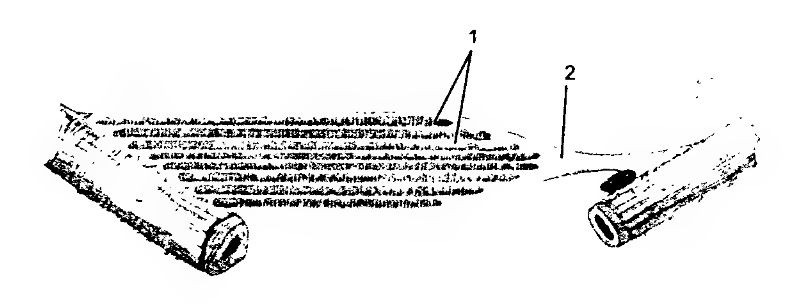


Рис. 156. *Схема начала и прикрепления мышцы:*
1 – мышечные пучки; 2 – сухожилие

Пучки волокон различной величины отделены друг от друга прослойками соединительной ткани, которые образуют перимизий. Мышца в целом покрыта наружным перимизием (эпимизий), который переходит на сухожилие (рис. 156). Из эпимизия в мышцу проникают кровеносные сосуды, разветвляющиеся во внутреннем перимизии и эндомизии, в последнем располагаются капилляры и нервные волокна. Мышцы и сухожилия богаты чувствительными нервными окончаниями, воспринимающими «мышечное и сухожильное чувство» – информацию о тонусе мышечных волокон, степени их сокращения, растяжении сухожилий – и передающими ее по нервам в мозг. Эти рецепторы образуют нервно-мышечные и нервно-сухожильные веретена, окруженные соединительнотканной капсулой. Двигательные окончания аксонов образуют моторные бляшки (аксомышечные синапсы), напоминающие по своему строению синапсы.

Мышечные пучки формируют брюшко, переходящее в сухожильную часть. Проксимальный отдел мышцы – ее головка – начинается от кости; дистальный конец – хвост (сухожилие) – прикрепляется к другой кости. Исключением из этого правила являются мимические мышцы, мышцы дна полости рта и промежности, которые не прикрепляются к костям. Начало мышцы находится проксимальнее, чем точка ее прикрепления,

которая располагается дистальнее. Начало сокращающейся мышцы остается неподвижным, это ее фиксированная точка. На другой кости, к которой прикрепляются мышцы, находится подвижная точка. При сокращении мышцы она изменяет свое положение. При некоторых движениях положения фиксированной и подвижной точек меняются.

Сухожилия различных мышц отличаются друг от друга. Так, мышцы конечностей имеют узкие и длинные сухожилия. Широкое и плоское сухожилие, сухожильное растяжение, или апоневроз, характерно для мышц, участвующих в формировании стенок полостей тела. Брюшко некоторых мышц разделено промежуточным сухожилием, например двубрюшная мышца. На протяжении некоторых мышц имеются промежуточные сухожилия, называемые сухожильными перемычками, например прямая мышца живота. Будучи относительно тонким, сухожилие малорастяжимо, обладает значительной прочностью и выдерживает огромные нагрузки. Так, например, сухожилие четырехглавой мышцы бедра способно выдержать растяжение силой в 600 кг, ахиллово сухожилие – в 400 кг.

Форма мышцы связана с ее функцией. На конечностях чаще всего встречаются мышцы веретенообразной формы, так как они прикрепляются общими своими концами к длинным костям, выполняющим роль рычагов (например, двуглавая мышца плеча). Мышцы лентовидной формы либо в виде пластин участвуют в образовании стенок туловища (например, косые и поперечные мышцы живота). Пучки некоторых мышц расположены циркулярно (например, круговая мышца рта). Эти мышцы – сжиматели, они окружают ротовое, заднепроходное и другие естественные отверстия тела человека.

Мышцы имеют ряд вспомогательных образований. Каждая мышца или группа сходных по функциям мышц окружены своей собственной *фасцией*. Если мышцы лежат в несколько слоев, то между соседними мышцами располагаются листки фасции: между

поверхностными – поверхностный, между глубокими – глубокий. Поверхностная фасция отделяет мышцы от подкожной клетчатки. Она целиком окутывает все мышцы какой-нибудь области (например, конечности). Мышечные перегородки разделяют группы мышц, выполняющих различную функцию.

Синовиальное влагалище отделяет движущееся сухожилие от неподвижных стенок фиброзного влагалища и устраняет их трение. Синовиальное влагалище представляет собой заполненную небольшим количеством жидкости полость, ограниченную висцеральным и париетальным листками.

Элементы биомеханики. При сокращении концы мышцы, прикрепленные к костям, приближаются друг к другу. Кости, соединенные суставами, действуют как рычаги. В биомеханике выделяют два типа рычагов: рычаг первого рода – точки приложения действующих на него сил (сопротивления и приложения силы) находятся по разные стороны от точки опоры; рычаг второго рода – обе силы прилагаются по одну сторону от точки опоры (рис. 157).

Изменяя положение костных рычагов, мышцы действуют на суставы. При этом каждая мышца влияет на сустав только в одном направлении. У одноосного сустава (цилиндрический, блоковидный) имеются две действующие на него мышцы, являющиеся *антагонистами*; одна мышца – сгибатель, другая – разгибатель. В то же время на каждый сустав в одном направлении действуют, как правило, две и более мышцы, являющиеся *синергистами*. У двуосного сустава (эллипсоидный, мыщелковый, седловидный) мышцы группируются соответственно двум его осям, вокруг которых совершаются движения. К шаровидному суставу, имеющему три оси движения (многоосный сустав), мышцы прилегают со всех сторон. Так, например, в плечевом суставе имеются мышцы сгибатели и разгибатели (движения вокруг фронтальной оси), отводящие и приводящие (движения вокруг

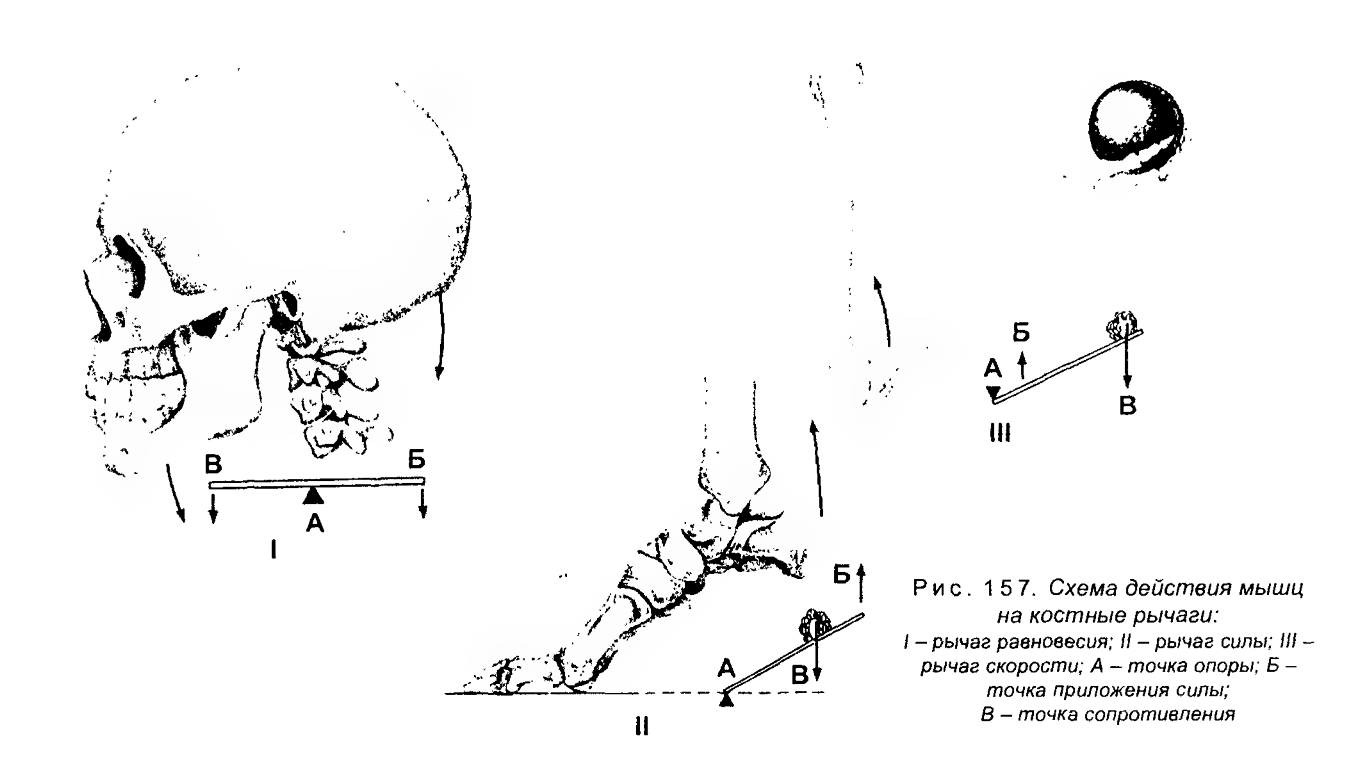


Рис. 157. *Схема действия мышц на костные рычаги:*
I – рычаг равновесия; II – рычаг силы; III – рычаг скорости; А – точка опоры; Б – точка приложения силы; В – точка сопротивления

сагиттальной оси) и вращатели, осуществляющие движения вокруг продольной оси: вовнутрь (пронаторы) и кнаружи (супинаторы).

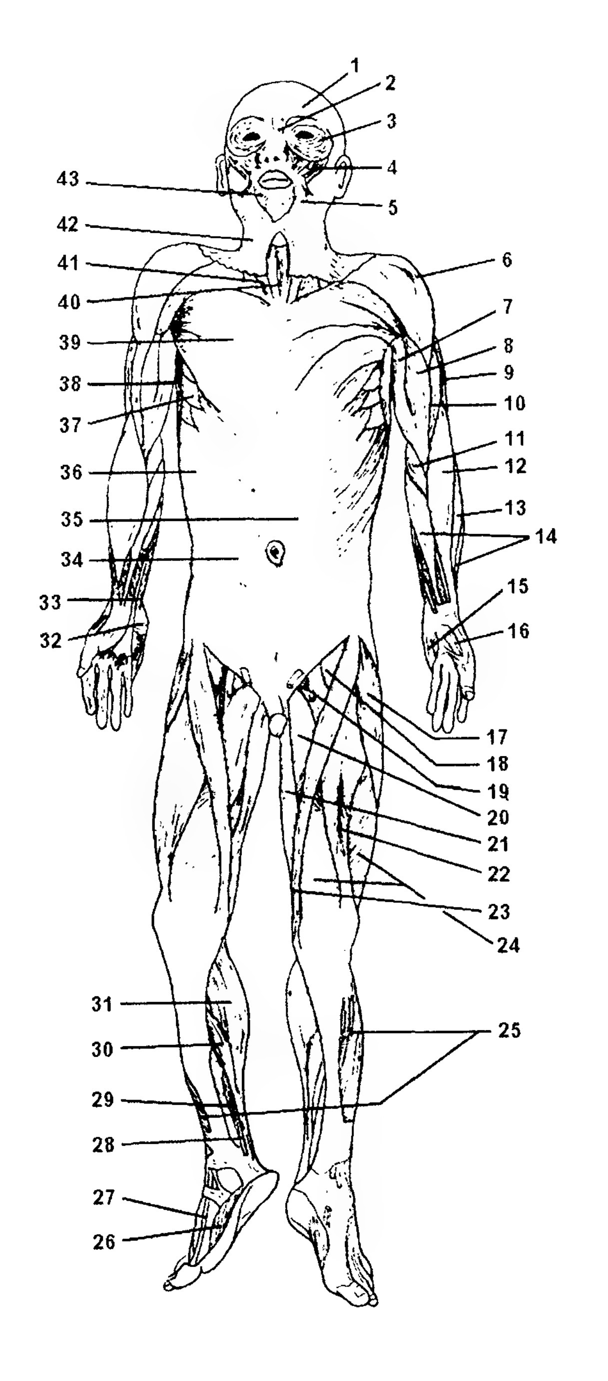
В группе мышц синергистов или антагонистов имеются главные, которые осуществляют конкретное движение, и вспомогательные, которые как бы моделируют движения и создают его индивидуальный характер. При сокращении соответствующих мышц тело человека, не совершая тех или иных движений, удерживается в определенном положении. Исходя из этого различают три вида работы мышц: преодолевающую, уступающую и удерживающую.

Точка приложения равнодействующих всех сил по отношению к телу человека – это центр его тяжести. Общий центр тяжести у мужчин расположен на уровне II крестцового позвонка, у женщин – несколько ниже, у детей – выше; у новорожденного – на уровне VI грудного, у двухлетнего – I поясничного, у шестилетнего – III поясничного позвонка.

Скелетные мышцы тела человека представлены на рис. 158, 159.

Мышцы головы делятся на две группы: мимические и жевательные. Однако следует подчеркнуть, что в ряде случаев они функционируют совместно (членораздельная речь, жевание, глотание, зевота). Мимические мышцы располагаются под кожей лица, в основном радиально или циркулярно вокруг ротового, носового отверстий, глазницы, наружного слухового прохода. Они начинаются от костей или фасций и вплетаются в кожу, осуществляя мимические движения. К мимическим относятся мышцы свода черепа, ушной раковины, окружности глазной и ротовой щелей, носовых отверстий.

Жевательные мышцы располагаются на боковых отделах черепа по четыре с каждой стороны, две из них (*жевательная и височная*) – более поверхностно, две (*крыловидные*) – в нижневисочной ямке. Все они начинаются на костях лица и прикрепляются к нижней челюсти, приводя ее в движение. Жевательные мышцы человека менее развиты, чем у человекообразных обезьян.

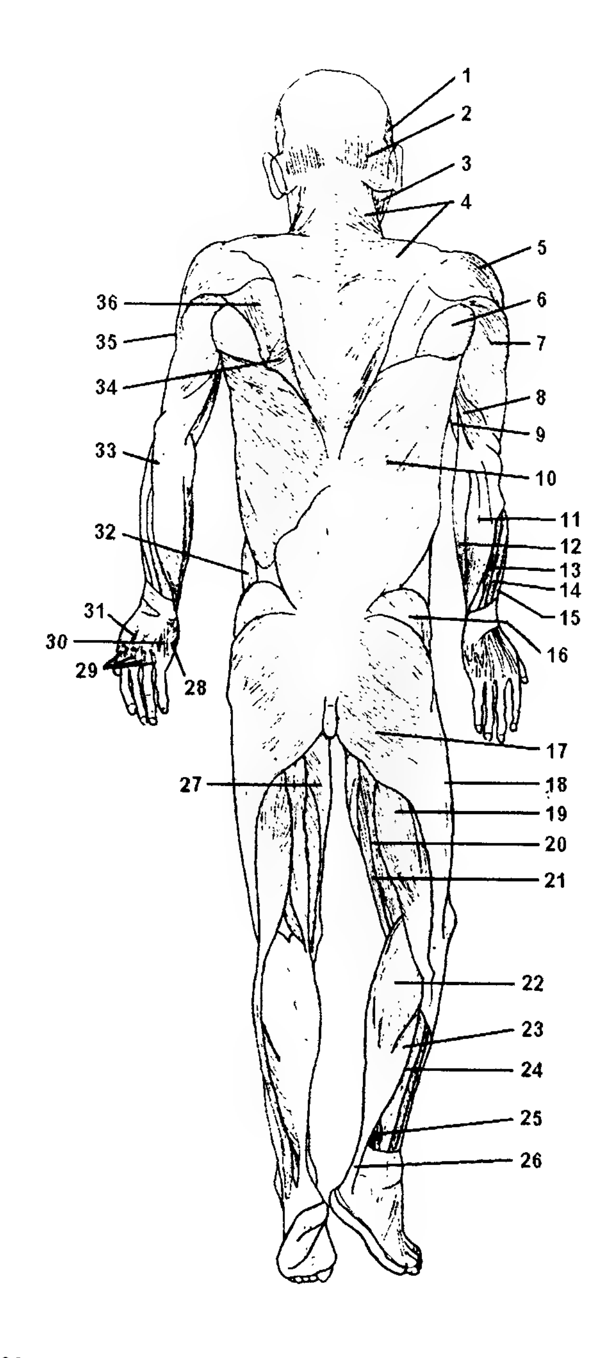

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43

Мышцы спины. Спина занимает заднюю поверхность туловища от наружного затылочного выступа и верхней выйной линии наверху до крестцово-подвздошных сочленений, задних отделов гребней подвздошных костей и копчика внизу. Спереди область спины ограничена задними подмышечными линиями. Мышцы спины располагаются послойно. Различают поверхностные и глубокие мышцы.

Поверхностные мышцы. Это *трапециевидная, широчайшая спины, большая и малая ромбовидные, поднимающая лопатку, верхняя и нижняя задние ромбовидные*. Они прикрепляются к лопатке, ключице, плечевой кости и осуществляют их движение. Последние две прикрепляются к ребрам, участвуют в акте вдоха.

Глубокие мышцы. К глубоким относятся *ременная мышца шеи* и *головы, мышца, выпрямляющая позвоночник*, которые особо развиты у человека в связи с прямохождением, а также *поперечно-остистая, межо-*

Рис. 158. *Поверхностные мышцы (передняя поверхность):*
1 – лобное брюшко затылочно-лобной мышцы; 2 – мышца гордецов; 3 – круговая мышца глаза; 4 – большая и малая скуловые мышцы: мышца, поднимающая угол рта, мышца, поднимающая верхнюю губу и крыло носа; 5 – мышца смеха: мышца, опускающая угол рта; 6 – дельтовидная мышца; 7 – короткая головка двуглавой мышцы плеча; 8 – длинная головка двуглавой мышцы плеча; 9 – латеральная головка, длинная головка трехглавой мышцы плеча; 10 – плечевая мышца; 11 – круглый пронатор; 12 – плечелучевая мышца; 13 – длинная мышца, отводящая большой палец кисти; 14 – лучевой сгибатель запястья; 15 – мышца, отводящая мизинец; 16 – короткая мышца, отводящая большой палец кисти; 17 – напрягатель широкой фасции бедра; 18 – подвздошно-поясничная мышца; 19 – гребенчатая мышца; 20 – длинная приводящая мышца; 21 – тонкая мышца; 22 – прямая мышца бедра; 23 – портняжная мышца; 24 – латеральная широкая мышца бедра, медиальная широкая мышца бедра; 25 – передняя большеберцовая мышца; 26 – мышца, отводящая большой палец стопы; 27 – сухожилие длинного разгибателя пальца; 28 – пяточное (ахиллово) сухожилие; 29 – длинный сгибатель пальцев стопы; 30 – камбаловидная мышца; 31 – икроножная мышца; 32 – короткая ладонная мышца; 33 – длинная ладонная мышца; 34 – апоневроз наружной косой мышцы живота; 35 – прямая мышца живота; 36 – наружная косая мышца живота; 37 – передняя зубчатая мышца; 38 – широчайшая мышца спины; 39 – большая грудная мышца; 40 – грудино-подъязычная мышца; 41 – грудино-ключично-сосцевидная мышца; 42 – подкожная мышца шеи; 43 – мышца, опускающая нижнюю губу


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36

стистые и межпоперечные. Эти мышцы разгибают позвоночник и удерживают тело человека в вертикальном положении. Четыре *подзатылочные мышцы* (большая и малая прямые, верхняя и нижняя косые) осуществляют движения головы.

Мышцы шеи. Область шеи наверху ограничена линией, идущей по нижнему краю тела и ветви нижней челюсти до височно-нижнечелюстного сустава и вершины сосцевидного отростка височной кости, верхней выйной линии, наружному затылочному выступу, внизу – яремной вырезкой грудины, верхними краями ключицы и далее линией, соединяющей последние с остистым отростком VII шейного позвонка. Шея разделена позвоночником на два отдела: меньший задний (мышцы этого отдела, относящиеся к мышцам спины, описаны выше) и передний – собственно область шеи. Движения шеи чаще всего комбинированные, их совершает большое количество мышц, которые делятся на две большие группы: мышцы, лежащие поверх гортани и кровеносных сосудов, и глубокие.

Мышцы, лежащие поверх гортани и кровеносных сосудов, делятся на три группы:

Рис. 159. *Поверхностные мышцы (задняя поверхность):*
1 – височная мышца; 2 – затылочное брюшко затылочно-лобной мышцы; 3 – грудино-ключично-сосцевидная мышца; 4 – трапециевидная мышца; 5 – дельтовидная мышца; 6 – большая круглая мышца; 7 – длинная головка трехглавой мышцы плеча; 8 – медиальная головка трехглавой мышцы плеча; 9 – плечевая мышца; 10 – широчайшая мышца спины; 11 – локтевой сгибатель запястья; 12 – поверхностный сгибатель пальцев; 13 – локтевой разгибатель запястья; 14 – разгибатель мизинца; 15 – разгибатель пальцев; 16 – средняя ягодичная мышца; 17 – большая ягодичная мышца; 18 – подвздошно-большеберцовый тракт широкой фасции бедра; 19 – длинная головка двуглавой мышцы бедра; 20 – полусухожильная мышца; 21 – полуперепончатая мышца; 22 – икроножная мышца; 23 – камбаловидная мышца; 24 – длинная малоберцовая мышца; 25 – короткая малоберцовая мышца; 26 – пяточное (ахиллово) сухожилие; 27 – тонкая мышца; 28 – мышца, отводящая мизинец; 29 – разгибатель пальцев; 30 – разгибатель мизинца; 31 – тыльные межкостные мышцы; 32 – наружная косая мышца живота; 33 – локтевая мышца; 34 – большая ромбовидная мышца; 35 – латеральная головка трехглавой мышцы плеча; 36 – подостная мышца

поверхностные, надподъязычные и подподъязычные. Последние две группы осуществляют движения подъязычной кости.

К поверхностным мышцам относятся *подкожная мышца шеи*, которая у человека сильно редуцирована и является остатком мышцы, окутывающей все тело многих млекопитающих, и *грудино-ключично-сосцевидная*, наиболее развитая у человека в связи с прямохождением. При двустороннем сокращении они запрокидывают голову, при одностороннем – наклоняют ее.

Надподъязычные мышцы расположены между нижней челюстью и подъязычной костью. Это *двубрюшная, шило-подъязычная, челюстно-подъязычная и подбородочно-подъязычная*. Они поднимают подъязычную кость.

Подподъязычные мышцы расположены под кожей впереди гортани, трахеи и щитовидной железы. Это *грудино-подъязычная, грудино-щитовидная, лопаточно-подъязычная и щитоподъязычная*. Они осуществляют движения гортани и опускают подъязычную кость.

Глубокие мышцы расположены на шейном отделе позвоночника (спереди и сбоку). К ним относятся *лестничные*, которые поднимают I и II ребра, *длинные мышцы головы и шеи*, участвующие в движении головы и шеи.

Мышцы груди. Область груди, расположенная на передней поверхности туловища, вверху ограничена яремной вырезкой грудины и верхними краями ключиц, внизу – линией, проходящей через основание мечевидного отростка, реберные дуги по направлению к XII грудному позвонку, с боков задними подмышечными линиями. Мышцы груди также располагаются послойно.

Поверхностные мышцы (*большая* и *малая грудные*, *подключичная* и *передняя зубчатая*) прикрепляются к лопатке, ключице и плечевой кости, они осуществляют их движения.

К глубоким мышцам груди относятся *наружные и внутренние межреберные, подреберные, поднимающие ребра и поперечные*. Они расположены целиком на груди и осуществляют движения ребер. В усиленном вдохе участвуют также диафрагма, лестничные, грудино-ключично-сосцевидная, большие и малые грудные и другие мышцы; в усиленном выдохе – подреберные, поперечная груди, мышцы живота.

Мышцы живота. Область живота ограничена сверху линией, проходящей через основание мечевидного отростка и реберные дуги, снизу – подвздошными гребнями, паховыми складками, спереди – верхними ветвями лобковых костей между лобковыми бугорками, с боков – задними подмышечными линиями. Под диафрагмой расположена брюшная полость, в которой залегают брюшные органы. Передняя боковая стенка брюшной полости образована тремя широкими мышцами живота, их сухожильными растяжениями и прямыми мышцами живота, задняя – поясничным отделом позвоночника, большой поясничной и квадратной мышцей поясницы, нижняя – подвздошными костями, мышцами диафрагмы таза и мочеполовой диафрагмы. Выделяют собственно *брюшную полость* и *полость таза*. Стенками последней служат сзади передняя поверхность крестца с грушевидными мышцами, спереди и с боков – тазовые кости с внутренними запирательными мышцами, снизу – диафрагма таза и мочеполовая диафрагма. Брюшная полость выстлана изнутри париетальным листком брюшины, который переходит на внутренности (брюшина описана ниже).

В связи с прямохождением брюшная стенка человека не несет тяжести внутренностей. Она лишена костного скелета, и мощные мышцы, образующие брюшной пресс, компенсируют отсутствие скелета. Мышцы живота расположены послойно. Различают три группы: мышцы боковых стенок (*наружная и внутренняя косые, поперечные*), мышцы передней стенки

(*прямая, пирамидальная*) и мышцы задней стенки (*квадратная мышца поясницы*). Мышцы живота – брюшной пресс – предохраняют внутренности, оказывают на них давление и удерживают в определенном положении, а также участвуют в движениях позвоночника и ребер.

Мышцы боковых стенок переходят в обширные *апоневрозы*. В результате перекреста волокон апоневрозов обеих сторон образуется *белая линия живота*, расположенная по его средней линии от мечевидного отростка грудины до лобкового симфиза. Почти на середине ее находится пупочное кольцо. Нижний край апоневроза наружной косой мышцы перекидывается между верхней передней подвздошной остью и лобковым бугорком, подворачиваясь внутрь в виде желоба. Этот край называется *паховой* (Пупартовой) *связкой*.

Щелевидный парный паховый канал длиной 4 – 5 см расположен в паховой области в толще мышц живота, направлен косо книзу и медиально, у мужчин через него проходит семенной канатик, у женщин – круглая связка матки.

Диафрагма служит верхней стенкой брюшной полости, она участвует в акте дыхания и вместе с мышцами живота – в осуществлении функции брюшного пресса. Диафрагма, которая имеется только у млекопитающих, представляет собой тонкую мышцу, изогнутую в виде купола, обращенного в грудную полость (рис. 160). Правая часть купола расположена несколько выше, чем левая. Мышечные пучки, конвергируя от периферии к середине диафрагмы, переходят в ее сухожильный центр. Через диафрагму проходят аорта, пищевод, симпатические стволы, вены, нервы и т. д.

Дно малого таза (нижняя стенка брюшной полости) сформировано двумя группами мышц, образующих диафрагмы таза и мочеполовую. Диафрагма таза образована мощной *мышцей, поднимающей задний проход*. Мышца каждой стороны треугольной формы состоит из множества пучков, начинающихся на внутренней

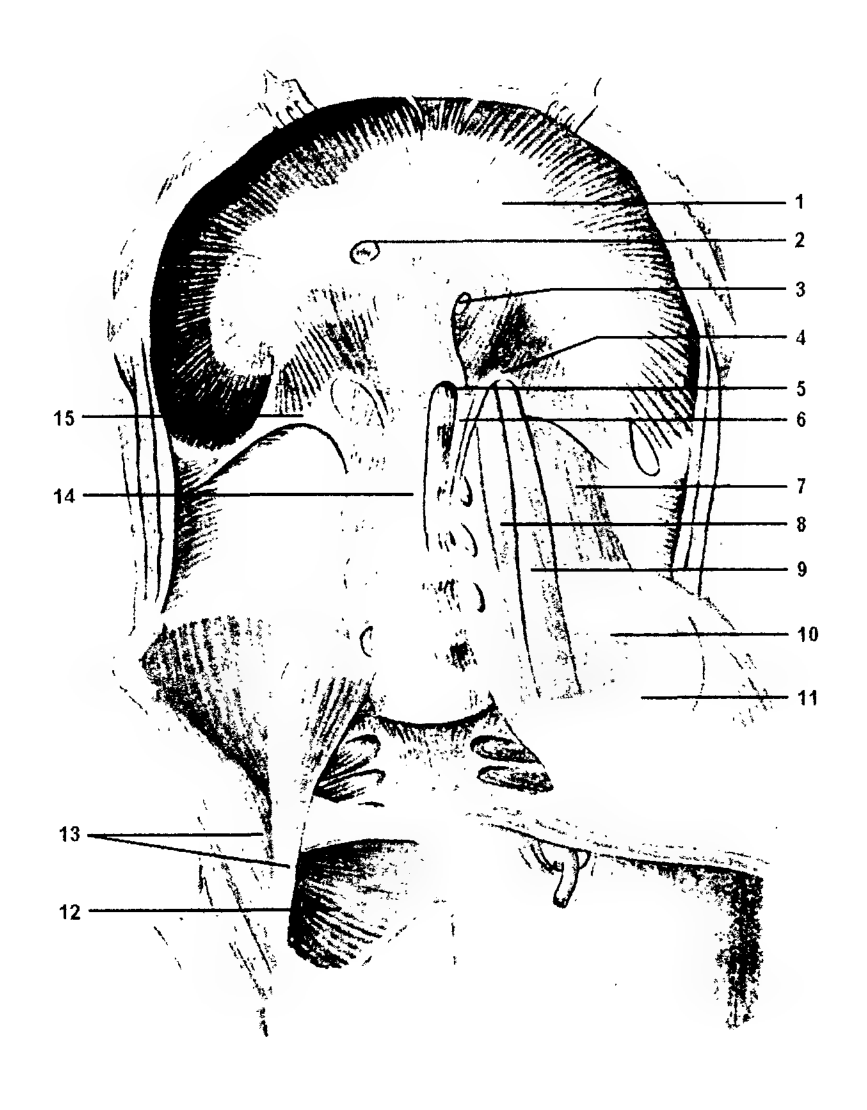


Рис. 160. *Диафрагма и мышцы задней стенки живота:*
1 – сухожильный центр; 2 – отверстие нижней полой вены; 3 – пищеводное отверстие; 4 – медиальная дугообразная связка; 5 – аортальное отверстие; 6 – левая ножка диафрагмы; 7 – квадратная мышца поясницы; 8 – малая поясничная мышца; 9 – большая поясничная мышца; 10 – подвздошная мышца; 11 – подвздошная фасция; 12 – наружная запирательная мышца; 13 – подвздошно-поясничная мышца; 14 – правая ножка диафрагмы; 15 – латеральная дугообразная связка

поверхности таза. Обе мышцы спускаются вниз наподобие воронки, окружают конечный отдел прямой кишки и прикрепляются к копчику. Мышца формирует дно полости таза и укрепляет его, а также часть стенки мочевого пузыря, влагалища; мышца поднимает задний проход, а у женщин, кроме того, суживает влагалище. В поверхностном слое лежит *наружный сфинктер заднего прохода*, расположенный непосредственно под кожей.

В мочеполовой диафрагме различают глубокое и поверхностное пространство промежности. В первом находятся парная *глубокая поперечная мышца промежности*, укрепляющая диафрагму, и *сфинктер мочеиспускательного канала*, являющийся, по существу, частью предыдущей мышцы. В поверхностном пространстве лежат парная *луковично-губчатая мышца*, которая окружает у мужчин луковицу полового члена и его губчатое тело, у женщин – наружное отверстие влагалища; *седалищно-пещеристая мышца*, способствующая эрекции полового члена или клитора; *поперечная мышца промежности*. Мышцы обеих диафрагм окутаны фасциальными листками. Большинство мышц промежности вплетаются в сухожильный центр, который образован пучками плотной волокнистой соединительной ткани.

Мышцы верхней конечности. Рука как орган труда выполняет многочисленные и разнообразные движения, которые осуществляет большое количество мышц. Многие из них начинаются на ребрах, грудине и позвоночнике и прикрепляются к костям пояса верхней конечности и плечевой кости. Они описаны выше. Мышцы верхней конечности подразделяются на мышцы плечевого пояса и мышцы свободной верхней конечности (рис. 161, 162).

Мышцы плечевого пояса со всех сторон окружают плечевой сустав. Поверхностный слой образован *дельтовидной мышцей*, глубокий – *над-* и *подостной, большой и малой круглыми, подлопаточной и клювовидно-плечевой мышцами*.

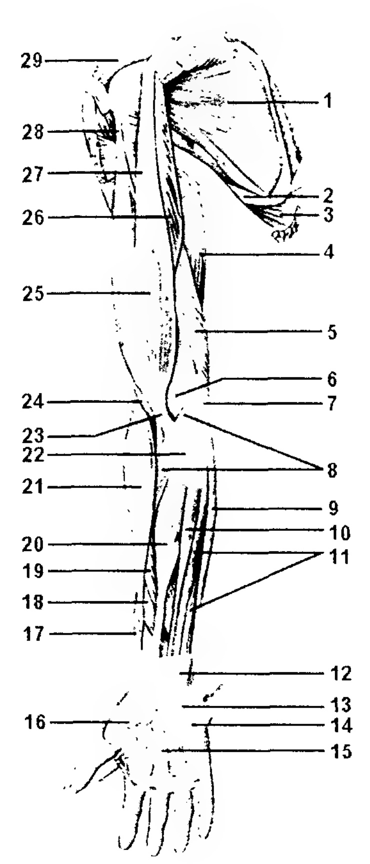


Рис. 161. *Мышцы верхней конечности. Вид спереди:*
1 – подлопаточная мышца; 2 – большая круглая мышца; 3 – широчайшая мышца спины; 4 – длинная головка трехглавой мышцы плеча; 5 – медиальная головка трехглавой мышцы плеча; 6 – локтевая ямка; 7 – медиальный надмыщелок плечевой кости; 8 – круглый пронатор; 9 – локтевой сгибатель запястья; 10 – длинная ладонная мышца; 11 – поверхностный сгибатель пальцев; 12 – часть фасции предплечья; 13 – короткая ладонная мышца; 14 – возвышение мизинца; 15 – ладонный апоневроз; 16 – возвышение большого пальца; 17 – сухожилие длинной мышцы, отводящей большой палец кисти; 18 – длинный сгибатель большого пальца кисти; 19 – поверхностный сгибатель пальцев; 20 – лучевой сгибатель запястья; 21 – плечелучевая мышца; 22 – апоневроз двуглавой мышцы плеча; 23 – сухожилие двуглавой мышцы плеча; 24 – плечевая мышца; 25 – двуглавая мышца плеча; 26 – клювовидно-плечевая мышца; 27 – короткая головка двуглавой мышцы плеча; 28 – длинная головка двуглавой мышцы плеча; 29 – дельтовидная мышца

Мышцы свободной верхней конечности. Мышцы плеча делятся на две группы: *передние* являются сгибателями (*двуглавая и плечевая*), *задние* – разгибателями (*трехглавая и локтевая*). Мышцы предплечья также делятся на две группы: переднюю и заднюю. К первой относятся *семь сгибателей кисти и пальцев*: *плечелучевая, лучевой и локтевой сгибатели запястья, длинная ладонная* (часто отсутствует), *поверхностный и глубокий сгибатели пальцев, длинный сгибатель большого пальца* и два *пронатора*: *круглый и квадратный*. Сгибатели пальцев осуществляют чрезвычайно тонкие и высокодифференцированные движения,

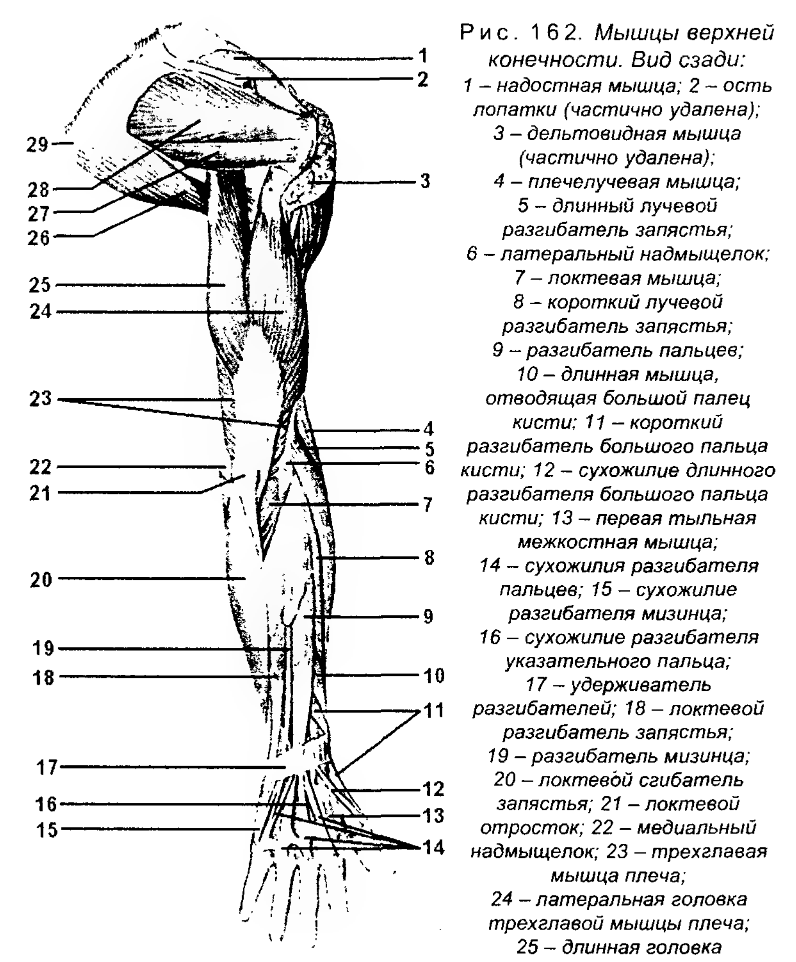


Рис. 162. *Мышцы верхней конечности. Вид сзади:*
1 – надостная мышца; 2 – ость лопатки (частично удалена); 3 – дельтовидная мышца (частично удалена); 4 – плечелучевая мышца; 5 – длинный лучевой разгибатель запястья; 6 – латеральный надмыщелок; 7 – локтевая мышца; 8 – короткий лучевой разгибатель запястья; 9 – разгибатель пальцев; 10 – длинная мышца, отводящая большой палец кисти; 11 – короткий разгибатель большого пальца кисти; 12 – сухожилие длинного разгибателя большого пальца кисти; 13 – первая тыльная межкостная мышца; 14 – сухожилия разгибателя пальцев; 15 – сухожилие разгибателя мизинца; 16 – сухожилие разгибателя указательного пальца; 17 – удерживатель разгибателей; 18 – локтевой разгибатель запястья; 19 – разгибатель мизинца; 20 – локтевой сгибатель запястья; 21 – локтевой отросток; 22 – медиальный надмыщелок; 23 – трехглавая мышца плеча; 24 – латеральная головка трехглавой мышцы плеча; 25 – длинная головка трехглавой мышцы плеча; 26 – большая круглая мышца; 27 – малая круглая мышца; 28 – подостная мышца; 29 – нижний угол лопатки

которые свойственны лишь человеку разумному. Благодаря специальным упражнениям можно достигнуть необычайной точности и сложности движений. Во вторую группу входят *девять разгибателей кисти и пальцев*: *длинный и короткий лучевые разгибатели запястья, локтевой разгибатель запястья, разгибатель пальцев, разгибатели мизинца и указательного пальца, длинный*

и короткий разгибатели большого пальца, длинная мышца, отводящая большой палец, и один супинатор. Все они располагаются в несколько слоев.

Мышцы кисти. В жизнедеятельности каждого человека кисть в целом, и особенно пальцы, имеют первостепенное значение, так как именно они непосредственно выполняют движения и соприкасаются с предметами. Все эти движения осуществляются большим количеством мышц предплечья и кисти. Последние (18) располагаются только на ладонной поверхности, на тыльной лишь проходят сухожилия описанных выше разгибателей, лежащих на предплечье. Мышцы кисти делятся на три группы: *мышца возвышения большого пальца* (*короткая отводящая, короткий сгибатель, приводящая и противопоставляющая большой палец*); *возвышения V пальца* (*короткая ладонная, отводящая, короткий сгибатель и противопоставляющая мизинец*); *средняя группа* (*четыре червеобразные, три ладонные и четыре тыльные межкостные*). Мышцы большого пальца наиболее развиты у человека разумного по сравнению с другими приматами, так как они изначально приспособлены для трудовых процессов.

Мышцы нижней конечности. Нижняя конечность человека, являясь органом опоры и передвижения, имеет наиболее мощную мускулатуру, на долю которой приходится более 50% всей массы мышц (рис. 163, 164). Согласно делению конечности на сегменты различают мышцы таза и свободной нижней конечности (бедра, голени и стопы). Из всех мышц нижней конечности у человека наиболее развиты большая ягодичная, выполняющая функции разгибателя бедра и поддержания тела в вертикальном положении, четырехглавая мышца бедра, разгибающая голень и поддерживающая тело в вертикальном положении, и камбаловидная, которая, и это особенно важно (!), осуществляет подошвенное сгибание стопы, начальные этапы движения (предотвращает наклон тела вперед).

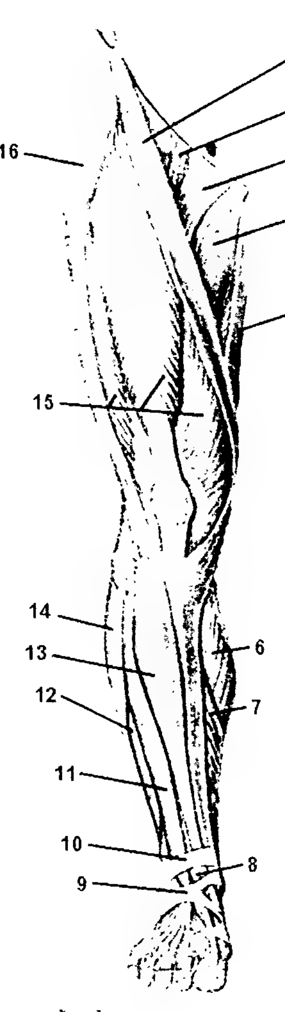
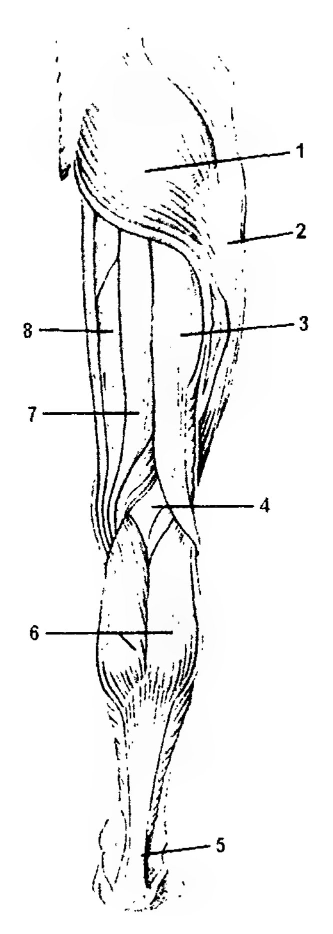


Рис. 163. *Мышцы правой нижней конечности. Вид спереди:*
1 – портняжная мышца;
2 – подвздошно-поясничная мышца;
3 – гребенчатая мышца; 4 – длинная приводящая мышца; 5 – тонкая мышца;
6 – икроножная мышца (медиальная головка); 7 – камбаловидная мышца;
8 – сухожилие длинного разгибателя большого пальца стопы; 9 – нижний удерживатель сухожилий-разгибателей;
10 – верхний удерживатель сухожилий-разгибателей; 11 – длинный разгибатель пальцев; 12 – короткая малоберцовая мышца; 13 – передняя большеберцовая мышца; 14 – длинная малоберцовая мышца;
15 – четырехглавая мышца бедра;
16 – напрягатель широкой фасции

Мышцы таза окружают со всех сторон тазобедренный сустав. Все они начинаются от костей таза и прикрепляются к верхней трети бедренной кости. Мышцы таза делятся на две группы: внутреннюю, которая расположена в полости таза (*подвздошная, большая и малая поясничные, грушевидная, внутренняя запирательная*), и наружную, расположенную на боковой поверхности таза и в области ягодицы (*большая, средняя и малая ягодичные, квадратная бедра, напрягатель широкой фасции, наружная запирательная и две близнечные*). Мышцы наружной группы лежат в несколько слоев. Они очень хорошо развиты у человека в связи с прямохождением (особенно большая ягодичная). Ягодичные мышцы регулируют равновесие тела при стоянии и ходьбе, у новорожденных и грудных детей они развиты слабо. По мере того как дети начинают ходить, развиваются ягодичные мышцы.

Рис. 164. *Мышцы правой нижней конечности. Вид сзади:*
1 – большая ягодичная мышца;
2 – подвздошно-большеберцовый тракт;
3 – двуглавая мышца бедра;
4 – подколенная ямка; 5 – пяточное (ахиллово) сухожилие; 6 – икроножная мышца; 7 – полусухожильная мышца,
8 – полуперепончатая мышца



Мышцы свободной нижней конечности. Мышцы бедра развиты очень хорошо в связи с прямохождением. Они не только участвуют в передвижении тела, но и удерживают тело в вертикальном положении. Мышцы бедра делятся на три группы: *передняя (разгибатели) – четырехглавая и портняжная*; *задняя (сгибатели) – полусухожильная, полуперепончатая, двуглавая*; *медиальная (приводящие) – гребенчатая, тонкая, длинная, короткая и большая приводящие*. В связи с прямохождением сгибание и разгибание в коленном суставе у человека облегчено, поэтому мышцы-сгибатели (задняя группа) развиты слабее, а четырехглавая лучше, чем у человекообразных обезьян.

Мышцы голени также участвуют в прямохождении и удержании тела в вертикальном положении. Подобно предплечью, утолщенные мышечные части лежат в проксимальном отделе, по направлению к стопе они переходят в сухожилия. На голени отсутствуют вращатели. Мышцы голени делятся на три группы: *переднюю* (тыльное сгибание стопы и разгибание

пальцев) – *передняя большеберцовая, длинный разгибатель пальцев, длинный разгибатель большого пальца*; *заднюю* (подошвенное сгибание стопы и пальцев) – *трехглавая, подошвенная, подколенная, длинные сгибатели пальцев и большого пальца стопы и задняя большеберцовая; латеральную* (пронация и латеральное сгибание стопы) – *две малоберцовые: короткая и длинная*. На задней поверхности коленного сустава мышцы двуглавая и полуперепончатая (сверху) и обе головки икроножной (снизу) ограничивают подколенную ямку, имеющую форму ромба, в которой проходят сосуды и нервы.

В связи с прямохождением человеку постоянно приходится преодолевать силу тяжести, которая стремится согнуть нижние конечности в голеностопном суставе так, чтобы тело упало вперед. Поэтому у человека имеется большое количество мышц, осуществляющих подошвенное сгибание стопы (8), а малоберцовые мышцы являются сгибателями. Этому способствует также развитие наружной лодыжки у человека и наличие мощного ахиллова сухожилия.

Мышцы стопы. Движения пальцев стопы незначительны. Их осуществляют, помимо мышц голени, *собственные мышцы, расположенные на тыле стопы* (*короткие разгибатели пальцев и большого пальца*) и на подошве, последние преобладают. *Подошвенные мышцы* укрепляют свод стопы. Они делятся на три группы: *медиальную*, которая осуществляет движения большого пальца (*отводящая, приводящая и короткий сгибатель*); *латеральную*, приводящую в движение мизинец (*отводящая и короткий сгибатель); среднюю (четыре червеобразные, короткий сгибатель пальцев, квадратная мышца подошвы, семь межкостных – три подошвенные и четыре тыльные)*. Фасция подошвы резко утолщается и образует *подошвенный апоневроз*, идущий от пяточного бугра к основаниям пальцев, от которого идут две перегородки вглубь, разделяющие описанные группы мышц.

Развитие мышц

Скелетные мышцы развиваются из мезодермы. У человеческого эмбриона примерно на 20-й день развития по бокам от нервного желобка возникают **сомиты.** Несколько позже в сомитах можно выделить их часть – миотомы. Мышцы туловища возникают главным образом из миотомов сомитов – парных первичных сегментов, расположенных по продольной оси тела по обе стороны от спинной струны и нервной трубки. У четырехнедельного зародыша уже имеется около 40 пар сомитов. В каждом сомите различают *склеротом, дерматом* и *миотом.*

Клетки миотомов становятся веретенообразными и превращаются в делящиеся миобласты. Часть миобластов дифференцируется. Другая часть миобластов остается недифференцированной и превращается в миосателлитоциты. Некоторые миобласты контактируют между собой своими полюсами, затем в зонах контактов плазмалеммы разрушаются, а клетки объединяются между собой, формируя симпласты. К ним мигрируют недифференцированные миобласты, которые окружаются единой с миосимпластом базальной мембраной.

Если мышцы туловища развиваются из дорсального отдела мезодермы (сегментированного), то висцеральные, мимические, жевательные и некоторые мышцы шеи, а также промежности – из несегментированного вентрального отдела мезодермы, располагающегося соответственно в головном или хвостовом концах тела (табл. 33). Из мезодермы зачатков конечностей образуются их аутохтонные (туземные) мышцы (*греч.* autos – сам, chton – земля). Ряд мышц также закладывается в зачатках конечностей, но впоследствии их проксимальные концы прикрепляются к костям туловища – это трункопетальные (*лат.* truncus – туловище, petere – направляться), например большая и малая грудные мышцы. В отличие от них, трункофугальные (*лат.* fugere – бегать) развиваются из миотомов туловища,

Таблица 33

Производные висцеральных дуг и соответствующие им мышцы и нервы
(по Г. Браусу, с добавлениями)

Висцеральные и жаберные дуги	Производные висцеральных дуг у человека	Мышцы – производные мезенхимы висцеральных и жаберных дуг	Нервы, иннервирующие производные висцеральных и жаберных дуг
Челюстная (мандибулярная) дуга	Молоточек, наковальня и меккелев хрящ нижней челюсти	Жевательные мышцы; челюстно-подъязычная, переднее брюшко двубрюшной мышцы; мышца, напрягающая барабанную перепонку; мышца, напрягающая мягкое нёбо	Третья ветвь тройничного нерва (V)
Подъязычная (гиоидная) дуга	Стремя, шиловидный отросток височной кости, передняя часть тела и малые рога подъязычной кости, шило-подъязычная связка	Мимические мышцы, в том числе подкожная мышца шеи; шилоподъязычная мышца, заднее брюшко двубрюшной мышцы, стременная мышца	Лицевой нерв (VII)
1-я жаберная дуга	Задняя часть тела и большие рога подъязычной кости	Мышцы гортани и глотки	Языкоглоточный нерв
2-я жаберная дуга	Щитовидный хрящ	–	Блуждающий нерв (X)
3-я жаберная дуга	Перстневидный хрящ, черпаловидные хрящи	–	То же

но их дистальные концы прикрепляются к костям конечностей, например большая и малая ромбовидные мышцы.

➲ Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Назовите типы мышечных волокон.
2. Какие основные части имеет мышца?
3. Назовите типы двигательных единиц, дайте их характеристику.
4. Что относится к вспомогательным аппаратам мышц?
5. Какие существуют виды рычагов?
6. Что такое центр тяжести и где он расположен у человека?
7. Назовите основные группы скелетных мышц человека.
8. На какие группы подразделяются мышцы головы?
9. Укажите особенности анатомии мимических мышц, отличающие их от другой скелетной мускулатуры.
10. На какие группы подразделяются мышцы шеи по происхождению и по глубине расположения?
11. На какие группы подразделяются мышцы спины по происхождению и по глубине расположения?
12. Какие мышцы выпрямляют позвоночник?
13. Назовите мышцы, участвующие в акте дыхания.
14. Назовите мышцы, образующие брюшной пресс. Какова его функция?
15. Опишите мочеполовую диафрагму и диафрагму таза.
16. На какие группы подразделяются мышцы верхней конечности по месту расположения, функции и развитию?
17. Перечислите движения, которые выполняют отдельные звенья верхней конечности. Назовите мышцы, выполняющие каждое движение.
18. Назовите группы мышц нижней конечности.
19. Назовите основные мышцы, участвующие в поддержании вертикального положения человека.
20. Из каких зачатков образуются скелетные мышцы?
21. Назовите зачатки мышц туловища.
22. Назовите зачатки мышц конечностей.

РАБОТОСПОСОБНОСТЬ, РАБОТА, УТОМЛЕНИЕ И ОТДЫХ

Работа – это осуществление клеткой, органом, системой органов или организмом свойственных им функций. Человек разумный выполняет, как правило, общественно полезную работу. Научно-технический прогресс изменил характер работы человека. На смену тяжелому физическому труду пришел труд умственный. «Большинство современных рабочих выполняют задачи, требующие распознавания образов, быстрого получения и переработки информации, а также способности разрабатывать планы и принимать решения», – пишет известный физиолог труда Г. Ульмер (1997). И это накладывает серьезный отпечаток на здоровье человека.

Работоспособность – это способность человека выполнять максимально возможное количество работы на протяжении определенного (заданного) времени и с определенной эффективностью. Работоспособность, подобно работе, подразделяется на умственную и физическую. Исходя из приведенного выше определения, *умственная работоспособность* – это способность выполнять определенное количество работы, требующей значительной активации нервно-психической сферы; *физическая работоспособность* – это способность выполнять максимально возможное количество физической работы за счет активации опорно-двигательного аппарата. Естественно, физическая работоспособность зависит и от состояния нервной системы, иннервирующей опорно-двигательный аппарат.

Большое количество факторов влияет на работоспособность человека. Это, в первую очередь, состояние его здоровья, уровень тренированности, опыт, физическое и психическое состояние, склонность к данной работе (т. е. талант), мотивация к труду и эмоции; состояние окружающей среды; организация труда. Важную роль играет оптимальная организация рабочего

места, которая позволяет поддержать необходимое положение тела и его сегментов для выполнения работы.

Выполнение работы требует затрат энергии. Общая потребность в энергии – это сумма основного и рабочего обмена. **Основной обмен** – количество энергии, затрачиваемое организмом в условиях полного покоя для поддержания жизни. У мужчин эта величина в среднем составляет 1 ккал на 1 кг массы тела в 1 ч (4,2 кДж). У женщин 0,9 ккал (3,8 кДж). **Рабочий обмен** – это затрата энергии для выполнения внешней работы. Общая потребность в энергии при умственном труде равна 2500 – 3200 ккал (10 475 – 13 410 кДж), при механизированном труде или легкой немеханизированной работе – 3200 – 3500 ккал (13 410 – 14 665 кДж), при частично механизированном труде или немеханизированном труде умеренной тяжести – 3500 – 4500 ккал (14 665 – 18 855 кДж), при тяжелом немеханизированном физическом труде – 4500 – 5000 ккал (18 855 – 20 950 кДж).

Умственная работа – это мышление. Умственная работа включает прием и переработку информации, ее сравнение с информацией, хранящейся в памяти, преобразование информации, определение проблем и путей их решения, формирование цели.

Умственная работа тесно связана с членораздельной речью, так как человек имеет дело не с конкретными предметами, явлениями или живыми организмами, а с определяющими их символами или понятиями.

Умственная работа включает мыслительный и эмоциональный компоненты. **Мыслительный компонент** связан с интеллектуальными способностями человека, он требует обдумывания, концентрации внимания. **Эмоциональный компонент** включает самооценку человека как субъекта умственного труда, оценку значимости цели и средств. Эмоциональный компонент проявляется четкими реакциями вегетативной нервной системы и изменениями настроения человека, вызывая возникновение многочисленных эмоций.

Эмоциональные нагрузки, нервно-психическая перегрузка вызывают стимуляцию симпатической части вегетативной нервной системы, что проявляется увеличением частоты пульса, минутного объема сердца и дыхания, потоотделением. **Физическая работа** связана с деятельностью опорно-двигательного аппарата, основную роль в этом выполняют скелетные мышцы.

Если благодаря сокращению мышцы меняется положение части тела, то преодолевается сила сопротивления, т. е. выполняется *преодолевающая работа*. Работа, при которой сила мышцы уступает действию силы тяжести и удерживаемого груза, называется *уступающей*. В этом случае мышца функционирует, однако она не укорачивается, а удлиняется, например, когда невозможно поднять или удержать на весу тело, имеющее большую массу. При большем усилии мышц приходится опустить это тело на какую-нибудь поверхность.

Удерживающая работа выполняется, если благодаря сокращению мышц тело или груз удерживается в определенном положении без перемещения в пространстве, когда, например, человек держит груз, не двигаясь. При этом мышцы сокращаются изометрически без изменения их длины. Сила сокращения мышц уравновешивает массу тела и груза.

Когда мышцы, сокращаясь, перемещают тело или его части в пространстве, они выполняют преодолевающую или уступающую работу, которая является *динамической*. *Статической* является удерживающая работа, при которой не происходит движений всего тела или его части.

При статической работе мышцы сокращаются изометрически, при этом расстояние не преодолевается, но работа осуществляется.

Анатомический и физиологический поперечники характеризуют величину или функцию той или иной мышцы. **Анатомический поперечник** – это площадь перпендикулярного длинной оси поперечного сечения

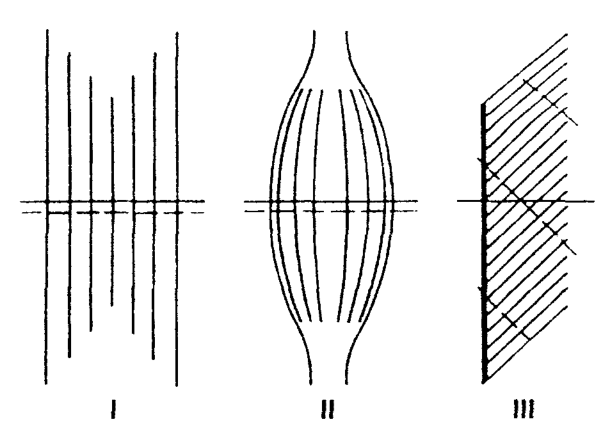


Рис. 165. *Схема анатомического (сплошная линия) и физиологического (прерывистая линия) поперечников мышц различной формы:*
I – лентовидная мышца; II – веретенообразная мышца; III – одноперистая мышца

мышцы в определенном ее участке. **Физиологический поперечник** – это сумма площадей поперечных сечений всех мышечных волокон, образующих мышцу (рис. 165). Первый показатель характеризует величину мышцы, второй – ее силу.

Абсолютная сила мышц вычисляется путем деления массы максимального груза (кг), который может поднять мышца, на площадь ее физиологического поперечника (см^2). Этот показатель у человека для разных мышц составляет от 6,24 до 16,8 кг/см^2. Так, например, абсолютная сила икроножной мышцы – 5,9 кг/см^2, трехглавой мышцы плеча – 16,8 кг/см^2, двуглавой мышцы плеча – 11,4 кг/см^2. Напряжение, развиваемое при сокращении одним мышечным волокном, колеблется в пределах 0,1 – 0,2 г.

Размах сокращения (амплитуда) зависит от длины мышечных волокон. В веретенообразных и лентовидных мышцах волокна длиннее, а анатомический и физиологический поперечники совпадают. Поэтому сила этих мышц не очень большая, а амплитуда сокращения

велика. В перистых мышцах физиологический поперечник значительно больше анатомического и соответственно их сила больше. В связи с тем что мышечные волокна этих мышц короткие, амплитуда их сокращения невелика.

Одним из показателей эффективности физической работы является **коэффициент полезного действия**, который показывает, какая часть затраченной энергии превращается в энергию, осуществляющую полезную внешнюю работу.

$$\text{КПД (\%)} = \frac{\text{энергия, затрачиваемая на внешнюю работу}}{\text{вырабатываемая энергия}} \times 100.$$

КПД изолированной мышцы может достигнуть 35%. КПД в целом организма при различных видах мышечной деятельности варьирует в пределах от 3 до 25 %.

При частом повторении одной и той же работы развивается **рабочий динамический стереотип** – система рефлекторных действий, которые формируются при постоянном повторении одних и тех же раздражителей. Рефлекторные реакции становятся автоматическими, поэтому работа становится более энергетически экономичной и менее утомительной, не требует постоянного внимания и сосредоточения.

Физическая нагрузка вызывает реакцию всех органов и систем. В активно сокращающейся мышце увеличивается кровоток более чем в 20 раз, усиливается обмен веществ. При умеренной физической нагрузке обмен веществ в мышце осуществляется аэробно, во время тяжелой работы часть энергии освобождается анаэробно. В результате в мышцах образуется и накапливается молочная кислота. При накоплении значительных количеств молочной кислоты в мышечных волокнах развивается мышечное утомление.

При физической работе возрастают частота сердечных сокращений, ударный объем сердца, артериальное давление, потребление организмом кислорода. При легкой и умеренной физической работе с постоянной

нагрузкой в течение 5 – 10 мин частота сердечных сокращений увеличивается, после чего достигает постоянного уровня, или **стационарного состояния**, которое не приводит к утомлению человека в течение нескольких часов. Через 3 – 5 мин после завершения такой работы частота сердечных сокращений нормализуется. При тяжелой работе стационарное состояние не наступает, развивается утомление, частота сердечных сокращений увеличивается, а после прекращения тяжелой работы период восстановления нормальной частоты сердечных сокращений длится несколько часов. У каждого человека есть свой индивидуальный **предел утомительной работы**. Он разделяет два уровня работоспособности. Работа, которую человек может выполнять в течение 8 ч без развития признаков мышечного утомления, считается легкой, она ниже предела.

Выше него находится область максимальной работоспособности, выполнение которой существенно ограничено по времени. Максимальная работоспособность снижается по мере увеличения длительности работы. Тренировка повышает работоспособность человека.

Как же определить предел утомительной динамической работы? Одним из важных показателей является частота пульса, которая сохраняется постоянно во время работы, не увеличиваясь в связи с утомлением. У нетренированных людей в возрасте от 20 до 30 лет она не превышает 130 ударов в 1 мин, менее чем через 5 минут после прекращения работы частота пульса становится менее 100.

Восстановление – это процесс постепенного возвращения функций организма к исходному состоянию после прекращения работы. По мере восстановления степень утомления уменьшается, а работоспособность увеличивается. Если человек выполняет работу, лежащую выше пределов его утомления, необходимо периодически отдыхать. Лучше много кратковременных перерывов для отдыха, чем один-два длинных.

Даже в состоянии полного покоя скелетная мышца сохраняет свою эластичность и определенную степень напряжения. Это называется **мышечным тонусом.** Мышечный тонус не сопровождается утомлением.

Утомление — это физиологическое состояние человека, наступающее вследствие напряженной или длительной работы, которое выражается во временном снижении работоспособности. Различают мышечное (физическое) и центральное (нервно-психическое) утомление. При тяжелой работе они сочетаются. Утомление характеризуется уменьшением силы и выносливости мышц, нарушением координации движений, увеличением энергозатрат для выполнения одной и той же работы, нарушением памяти, скорости переработки информации, сосредоточения и т. д. Утомление субъективно ощущается человеком в виде **усталости,** которая, кроме того, обусловлена потребностью во сне. Усталость вызывает у человека желание прекратить работу или уменьшить нагрузки. Утомление при тяжелой физической работе связано с накоплением в мышечных волокнах некоторых продуктов обмена (например, молочной кислоты). Отдых, особенно активный, приводит к восстановлению работоспособности мышцы. Это связано с удалением молочной кислоты и возобновлением запасов энергии в мышце. **Нервно-психическое (центральное) утомление** вызвано длительной напряженной умственной работой, однообразной монотонной работой, шумом, плохими условиями труда, эмоциональными факторами, заболеваниями.

Если же, несмотря на утомление, работа продолжается, возникает истощение. Напомним, что тяжелые физические и нервно-психические нагрузки вызывают стресс (вернее, дистресс). Различают острое и хроническое истощение. Первое представляет собой резкое снижение работоспособности во время тяжелой работы, второе возникает вследствие длительной напряженной или слишком часто повторяемой тяжелой работы.

Острое и хроническое истощение часто возникает у профессиональных спортсменов при спортивных соревнованиях и тренировках.

Отдых – это состояние покоя или особый, специально организованный вид деятельности, которые снимают утомление и способствуют восстановлению работоспособности. И. М. Сеченов во второй половине XIX в. установил, что работа одних групп мышц конечностей способствует устранению утомления других мышечных групп, вызванного их работой. Это положение легло в основу определения двух типов отдыха: активного и пассивного. **Активный отдых** – это отдых, во время которого человек выполняет другой вид работы, отличный от обычного выполняемого труда. Восстановление при активном отдыхе происходит быстрее и эффективнее, чем при **пассивном отдыхе**, когда организм находится в условиях относительного покоя. Так, например, интенсивную умственную деятельность следует сменить физической активностью. И наоборот, интенсивную физическую – умственной.

➲ Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Что такое работа и работоспособность?
2. Какие виды работы вы знаете? Охарактеризуйте умственную и физическую работу.
3. Что такое рабочий динамический стереотип?
4. Что такое утомление и как оно проявляется?
5. Что такое отдых? Какие виды отдыха вы знаете? Опишите каждый из них.
6. Охарактеризуйте процесс восстановления.

ВНУТРЕННИЕ ОРГАНЫ

В полостях тела человека расположены внутренние органы, или внутренности. К ним относятся пищеварительная, дыхательная, мочевыделительная и половая системы. Большинство органов этих систем имеет трубчатое строение и построены по единому плану. Стенки трубчатых органов на всем протяжении состоят из четырех слоев (рис. 166): внутренней слизистой оболочки, подслизистой основы, мышечной и наружной оболочек.

Подвижная складчатая слизистая оболочка состоит из трех пластинок: эпителия, собственной и мышечной пластинок. *Слизистая оболочка* покрыта слоем

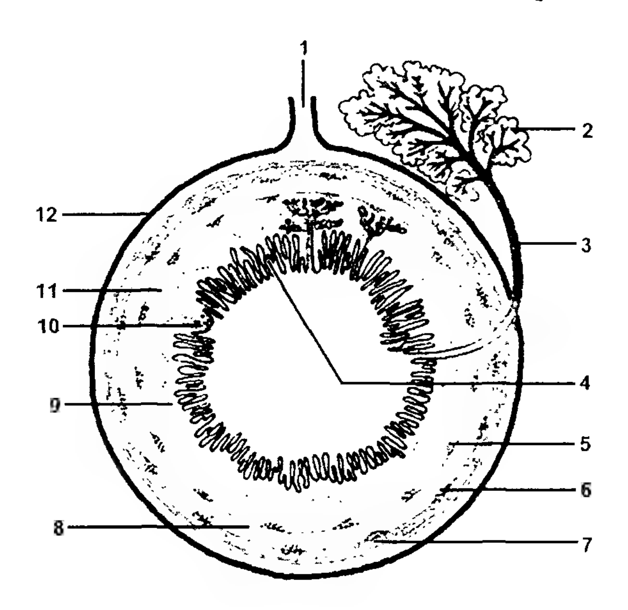


Рис. 166. *Строение пищеварительной трубки (поперечное сечение):*

1 – брыжейка; 2 – сложная железа; 3 – проток железы; 4 – эпителий слизистой оболочки; 5 – подслизистое нервное сплетение (Мейсснера); 6 – межмышечное нервное сплетение (Ауэрбаха); 7 – продольный слой мышечной оболочки; 8 – круговой слой мышечной оболочки; 9 – собственная пластинка слизистой оболочки; 10 – одиночный лимфатический фолликул; 11 – подслизистая основа; 12 – серозная оболочка

слизи, которая защищает ее от действия многочисленных ферментов. Слизь вырабатывается одноклеточными и многоклеточными железами, в изобилии имеющимися на протяжении всей трубки. Эпителий на большем протяжении – однослойный цилиндрический, но там, где происходит постоянная травматизация, он – многослойный плоский неороговевающий (ротовая и носовая полости, глотка, пищевод, заднепроходной канал, влагалище). Собственная пластинка слизистой оболочки образована рыхлой волокнистой неоформленной соединительной тканью, в которой располагаются скопления лимфоидной ткани, выполняющие защитную функцию, нервные элементы и сосуды (артериальные, венозные, лимфатические). Мышечная пластинка слизистой оболочки состоит из гладких мышечных клеток.

Подслизистая основа образована рыхлой волокнистой неоформленной соединительной тканью, в которой располагаются скопления лимфоидной ткани, подслизистое нервное сплетение, кровеносные и лимфатические сосуды.

Мышечная оболочка чаще всего состоит из двух слоев: внутреннего кругового и наружного продольного, разделенных прослойкой рыхлой неоформленной соединительной ткани, в которой расположены межмышечное нервное сплетение, кровеносные и лимфатические сосуды. В большей части внутренних органов мышцы гладкие. Лишь стенка ряда органов (глотки, верхней трети пищевода, наружный сфинктер заднего прохода, мышцы гортани, наружный сфинктер мочевого пузыря) образована поперечнополосатой мышечной тканью, которая сокращается произвольно. Благодаря сокращению мышц осуществляются движения внутренних органов, например, пищевые массы перемещаются по желудочно-кишечному тракту, а моча – по мочевыводящим путям.

Наружная адвентициальная оболочка образована рыхлой волокнистой соединительной тканью, которая покрывает внутренние органы. Серозная оболочка (висцеральные листки брюшины или плевры) окутывает

бóльшую часть органов пищеварительной системы (например, желудок, кишечник, кроме части прямой кишки) и легкие.

Внутренние органы на всем протяжении обильно снабжены железами, которые являются производными эпителия. Железы вырабатывают ферменты, необходимые для пищеварения, биологически активные вещества и слизь, которая защищает слизистую оболочку от травм и действия ферментов. Слизистая оболочка снабжена огромным количеством одноклеточных желез (бокаловидные клетки, вырабатывающие слизь), расположенных внутри эпителиального пласта, а также множеством многоклеточных желез, расположенных как в самой слизистой оболочке, так и за пределами трубчатых органов.

ПИЩЕВАРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

Сложная и многогранная жизнь человека связана с расходованием веществ и энергии, поэтому человек (как и другие животные) нуждается в постоянном введении в организм веществ, которые обеспечивают его энергетические и пластические потребности.

Поиски пищи – основная забота человека как индивидуума и всего вида «человек разумный» от его возникновения и до наших дней. И сегодня, в эпоху научно-технической революции, она остается актуальной и очень далека от решения. В конце XX века на земном шаре голодает более миллиарда человек. И в то же время вопросы рационального питания, профилактики ожирения и других заболеваний, связанных с неправильным питанием, являются одной из десяти основных проблем ООН.

Потребность в пищевых веществах – одна из основных потребностей человека, которая зависит в первую очередь от энергетических затрат организма. Эта потребность меняется в зависимости от предшествующего питания. При избыточном поступлении пищевых

веществ происходит их депонирование в организме, при недостаточном – мобилизация из депо и перестройка уровня функционирования различных систем.

Пищеварительная система осуществляет механическую и химическую обработку пищи, расщепление пищевых веществ до мономеров, всасывание переработанных и выделение непереработанных ингредиентов. Вместе с тем органы пищеварения выполняют важнейшую защитную функцию, предупреждая проникновение во внутреннюю среду организма чужеродных веществ. Голод и жажда, наряду с половым влечением, усталостью и некоторыми другими, относятся к общим ощущениям, которые вызваны стимулами внутренней среды организма. Эти ощущения приводят к возникновению мотиваций, направленных на их устранение. Так, дефицит пищи или воды вызывает раздражение различных рецепторов, в результате чего человек ощущает голод или жажду, возникает мотивация к поиску пищи или воды и устранению их дефицита в процессе еды или питья. Иными словами, удовлетворение мотиваций устраняет причину, вызвавшую общее ощущение голода или жажды. Следует подчеркнуть, что эти мотивации врожденные.

Голод и аппетит. Потребление человеком пищи зависит от его энергетических затрат в данный конкретный промежуток времени, климатических условий и калорийности пищи. Это кратковременная регуляция потребления пищи, которая накладывается на долговременную регуляцию, направленную на возмещение нехватки пищи в предшествующее время. Человек, который длительно голодал, возвращаясь в нормальные условия, ест значительно больше. Выжившие узники нацистских концлагерей описывают, как они после освобождения набрасывались на пищу и ели ее, не переставая, с радостью и благодарностью, хотя это и было смертельно опасно. По мере восстановления массы тела потребность в пище медленно снижается. Дефицит пищи вызывает сокращения стенки пустого

желудка и снижение уровня глюкозы в крови. Эти изменения возбуждают рецепторы стенки желудка, гипоталамуса, печени, желудка, тонкой кишки и др. Сигналы поступают в мозг, вызывая общее ощущение голода. Этот механизм лежит в основе кратковременной регуляции потребления пищи. Изменения жирового обмена и снижение теплопродукции, возбуждая внутренние терморецепторы и липорецепторы, служат для долгосрочной регуляции потребления пищи. К сожалению, человек – одно из немногих животных, который ест и не испытывая голода. Человек начинает ощущать насыщение во время еды, еще до того, как происходит всасывание. Это связано со стимуляцией рецепторов полости носа, рта, глотки, пищевода, желудка во время еды, затем в связи с всасыванием пищевых веществ возбуждаются центральные глюко-, термо- и липорецепторы. Информация обрабатывается главным образом в гипоталамусе, в результате чего и возникает ощущение насыщения. Именно в гипоталамусе находятся «центры голода и насыщения», связанные с лимбической системой.

Аппетит также относится к общим ощущениям. Причем аппетит не всегда связан с голодом, он может возникать и самостоятельно, но может быть составляющей голода. «В процессе эволюции аппетит формируется не как реакция на уже возникшее истощение, но как механизм, задолго предупреждающий такое истощение» (А. М. Уголев, В. Г. Кассиль, 1961). Различают два вида аппетита: общий и избирательный. Первый представляет собой эмоциональную реакцию на пищу вообще, второй – на определенные виды пищи.

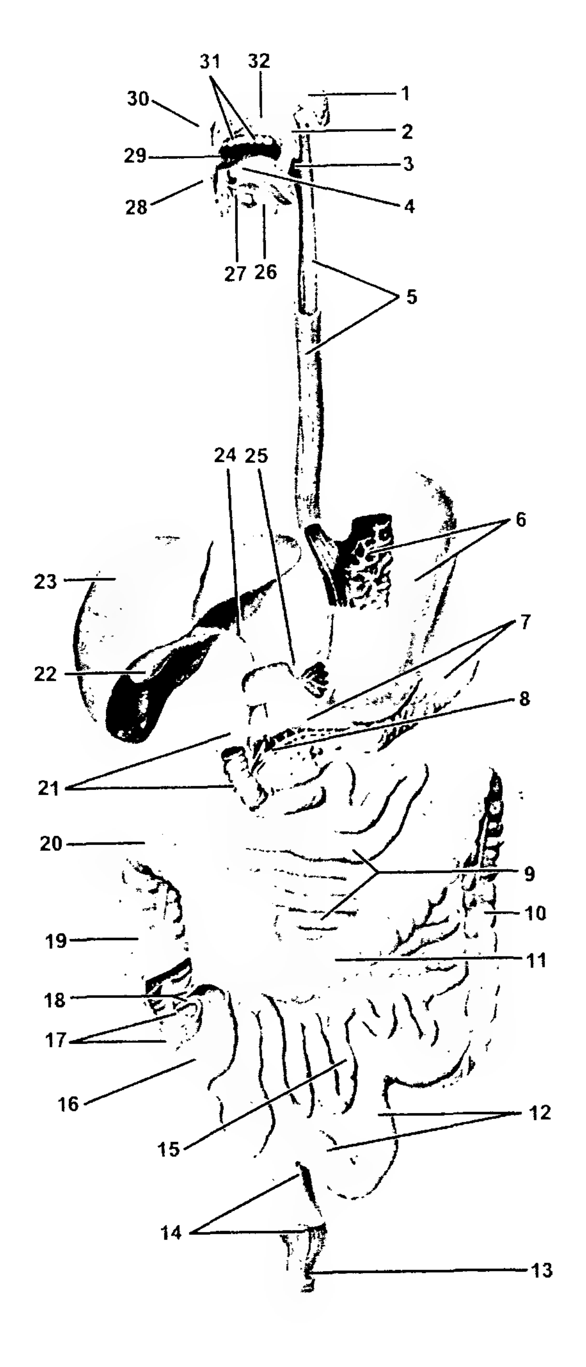
Жажда. Напомним, что 70 – 75% нашего тела составляет вода, причем содержание ее весьма стабильно, а колебания у здорового человека в нормальных условиях происходят в пределах ± 22% массы тела. Потеря воды более 0,5% массы тела приводит к жажде. Человек теряет воду с мочой, потом, выдыхаемым воздухом. Это приводит к уменьшению объема клеток,

что в сочетании с уменьшением объема внеклеточной жидкости вызывает ощущение жажды, которая сопровождается сухостью во рту. Информация о внутриклеточном содержании солей при потере воды воспринимается специальными рецепторами (осморецепторами) гипоталамуса. Сухость во рту вызывает раздражение соответствующих рецепторов слизистой оболочки полости рта и глотки, от которых нервные импульсы также передаются в гипоталамус. Подобно чувству насыщения, ощущение утоления жажды происходит до всасывания воды и нормализации ее внутри- и внеклеточного содержания.

Пищеварительная система состоит из пищеварительной трубки, длина которой у взрослого человека достигает 8 – 10 м, и ряда расположенных вне ее стенок крупных желез (рис. 167). Трубка образует множество изгибов, петель, поэтому расстояние по прямой от рта до заднепроходного отверстия составляет 70 – 90 см.

В переднем отделе пищеварительной системы (ротовая полость, пищевод, желудок) происходит механическое измельчение пищи, пища пережевывается, частично обрабатывается химически, всасывается вода, алкоголь и некоторые другие вещества и передвигается в *средний отдел* – тонкую кишку, где пища подвергается химической обработке, в результате чего образуются простые соединения (аминокислоты, жирные кислоты, моносахариды), которые всасываются в кровь и лимфу. *В заднем отделе* (толстая кишка) формируются каловые массы, непереваренные и непригодные к всасыванию вещества удаляются наружу, интенсивно всасывается вода, с участием бактерий происходит частичное переваривание некоторых видов клетчатки. Толстая кишка обладает и выделительной функцией.

В эпителии желудочно-кишечного тракта на всем его протяжении разбросано огромное количество эндокринных клеток, объединяющихся в *гастроэнтеропанкреатическую эндокринную систему*, которые вырабатывают гормоны и биологически активные вещества.



31
32
30
1
2
29
3
4
28
27
26
5
24
25
6
23
7
22
8
21
20
9
10
19
11
18
17
16
12
15
14
13

Полость рта подразделяется на два отдела: преддверие рта и собственно полость рта. Преддверие рта ограничено губами и щеками снаружи, зубами и деснами изнутри. Узкая *ротовая щель* человека ограничена *губами*, представляющими собой волокна круговой мышцы рта, покрытые снаружи кожей, выстланные изнутри слизистой оболочкой. Одним из отличительных признаков верхней губы человека является желобок, расположенный посередине верхней губы – фильтр. В толще *щек* находится щечная мышца (мышца трубачей). Слизистая оболочка сращена с альвеолярными дугами челюстей, образуя *десны*, покрывающие шейки зубов и тем самым охраняющие их. В преддверии рта открывается множество мелких слюнных желез, а также протоки околоушных желез. *Собственно ротовая полость* ограничена сверху нёбом, которое разделяется на твердое и мягкое. *Твердое нёбо* образовано нёбными отростками верхних челюстей и четырехугольными горизонтальными пластинками обеих нёбных костей, которые соединяются между собой. Задний отдел – *мягкое нёбо* – нёбная занавеска – заканчивается удлиненным язычком. Нёбная занавеска переходит по бокам в две пары дужек (задняя – нёбно-глоточная, передняя – нёбно-язычная), между которыми располагается нёбная миндалина. Дном полости рта является *диафрагма рта*, образованная парной челюстно-подъязычной мышцей. Полость рта сообщается с полостью

Рис. 167. *Строение пищеварительной системы:*
1 – околоушная железа; 2 – мягкое нёбо; 3 – глотка; 4 – язык; 5 – пищевод; 6 – желудок; 7 – поджелудочная железа; 8 – проток поджелудочной железы; 9 – тощая кишка; 10 – нисходящая ободочная кишка; 11 – поперечная ободочная кишка; 12 – сигмовидная ободочная кишка; 13 – наружный сфинктер заднего прохода; 14 – прямая кишка; 15 – подвздошная кишка; 16 – червеобразный отросток (аппендикс); 17 – слепая кишка; 18 – подвздошно-слепокишечный клапан; 19 – восходящая ободочная кишка; 20 – правый (печеночный) изгиб ободочной кишки; 21 – двенадцатиперстная кишка; 22 – желчный пузырь, 23 – печень; 24 – общий желчный проток; 25 – сфинктер привратника желудка; 26 – поднижнечелюстная железа; 27 – подъязычная железа; 28 – нижняя губа; 29 – полость рта; 30 – верхняя губа; 31 – зубы; 32 – твердое нёбо

глотки через зев, ограниченный мягким нёбом, нёбными складками и корнем языка.

У новорожденных и детей первых трех месяцев жизни полость рта чрезвычайно мала, а костное нёбо широкое и сплющенное. У детей щеки выпуклые за счет жирового тела, которое с возрастом сплющивается и отодвигается назад.

Язык человека образован поперечнополосатой мышечной тканью и покрыт слизистой оболочкой. Язык выполняет множество разнообразных функций: участвует в процессе жевания, членораздельной речи, является органом вкуса. Чрезвычайно важна роль языка при сосании молока матери новорожденным и грудным ребенком. Губы ребенка захватывают сосок, фиксируя его; мягкое нёбо, поднимаясь, закрывает зев, язык действует как поршень, отодвигаясь назад, он создает отрицательное давление вместе с опускающейся нижней челюстью. Затем челюсть поднимается, а альвеолярные дуги сдавливают сосок, молоко заглатывается. Поэтому язык новорожденного и грудного ребенка относительно большой, толстый, широкий и занимает всю полость рта, в то же время он малоподвижен.

Уже древние греки понимали важную роль языка для человека. Интересна характеристика языка, данная легендарным философом и баснописцем Эзопом: «Есть ли что на свете лучше и прекраснее, чем язык? Разве не языком держится вся философия и вся ученость? Без языка нельзя сделать... порядок в государстве, законы, постановления – все это существует лишь благодаря языку. Всей нашей жизни основа – язык; нет ничего лучше на свете... Что же на свете хуже языка? Язык несет нам раздоры, заговоры, обманы, побоища, зависть, распри, войну; разве может быть что-то еще хуже, еще презреннее, чем язык».

Слизистая оболочка языка покрыта многослойным плоским неороговевающим эпителием. Передний отдел спинки языка усеян множеством сосочков, являющихся выростами собственной пластинки слизистой

оболочки, покрытых эпителием (рис. 168). У человека четыре вида сосочков: нитевидные, грибовидные, желобоватые (окруженные валом) и листовидные. Больше всего на языке *нитевидных сосочков*, которые придают языку бархатистый вид. Это высокие, узкие выросты длиной 0,3 мм. Нитевидные сосочки имеют специализированные нервные окончания, которые воспринимают ощущения прикосновения.

Количество *грибовидных сосочков* меньше, они закругленные, выступают над поверхностью языка, длина их — 0,7 – 0,8 мм, диаметр — 0,4 – 1,0 мм, основание сужено, по форме своей сосочки напоминают гриб. *Сосочки, окруженные валом, или желобоватые* (их 7 – 12) диаметром 2 – 3 мм образуют фигуру в виде римской цифры V, обращенной назад острием, на границе между спинкой и корнем языка. По форме они напоминают грибовидные, однако верхняя поверхность их уплощена, а вокруг сосочка идет узкий глубокий желоб, заполненный слюной, в него открываются протоки желез. Желоб снаружи обнесен валиком слизистой оболочки. На поверхности грибовидных и боковых поверхностях желобоватых сосочков в толще эпителия располагаются *вкусовые почки* – комплекс специализированных рецепторных вкусовых клеток, образующих орган вкуса.

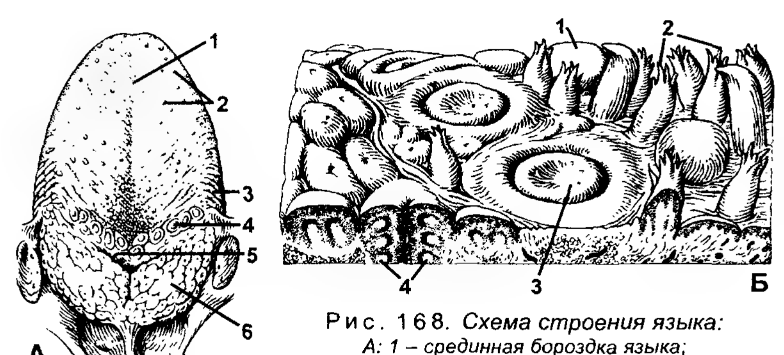


Рис. 168. Схема строения языка:
А: 1 – срединная бороздка языка; 2 – грибовидные сосочки; 3 – листовидные сосочки; 4 – желобоватые сосочки; 5 – пограничная борозда; 6 – язычная миндалина; 7 – надгортанник; Б: 1 – грибовидные сосочки; 2 – нитевидные сосочки; 3 – желобоватые сосочки; 4 – лимфоидные узелки

Листовидные сосочки, хорошо развитые у новорожденных и грудных детей, расположены по краям языка в виде поперечно-вертикальных складок или листиков, по 4 – 5 с каждой стороны, длиной 2 – 5 мм каждый. На листовидных сосочках огромное количество вкусовых почек. У взрослых людей листовидные сосочки отсутствуют. На слизистой оболочке корня языка сосочков нет. Переходя на нижнюю поверхность языка, слизистая оболочка образует его уздечку.

Язык – мышечный орган. Мышцы языка подразделяются на две группы: 1) *наружные*, начинающиеся на костях и оканчивающиеся в языке, осуществляют движения языка и сохраняют его тонус; 2) *собственные мышцы языка*, не связанные с костями, состоят из пучков продольных, поперечных и вертикальных волокон, переплетающихся между собой и с наружными мышцами. При сокращении этих мышц изменяется форма языка.

Зубы. У большинства млекопитающих, в том числе и человека, последовательно сменяются два типа зубов: молочные и постоянные. У взрослого человека 32 постоянных зуба. Основная функция зубов – механическое измельчение пищи. Различают три типа зубов: *резцы,* служащие для захватывания и откусывания пищи; *клыки*, которые дробят, разрывают пищу; *коренные*, которые растирают, перемалывают пищу. Форма зубов и их функция тесно связаны между собой. Кроме указанных функций, у человека зубы участвуют в членораздельной речи, придавая своеобразную «окраску» отдельным звукам. Зубы играют важную формообразующую роль. Напомним, что форма, рельеф и структура костей зависят от деятельности прикрепляющихся к ним мышц. Здоровые зубы обеспечивают нормальное функционирование всего жевательного аппарата, это предотвращает развитие возрастных изменений костей лицевого черепа. На каждой верхней и половине нижней челюсти, начиная от средней вертикальной линии вправо и влево расположены два резца, один клык,

два малых коренных и три больших коренных зуба (рис. 169).

Каждый зуб состоит из трех частей (рис. 170). *Коронка* – это более массивный отдел зуба, выступающий над уровнем входа в альвеолу, несколько суженная *шейка* находится на границе между корнем и коронкой, в этом месте с зубом соприкасается слизистая оболочка десен. Каждый зуб имеет один, два или три корня. *Корень*, расположенный в зубной альвеоле, оканчивается верхушкой, на которой расположено маленькое отверстие, через которое в полость зуба входят сосуды и нервы. Внутри зуба имеется полость, заполненная зубной пульпой, богатой сосудами и нервами. Зубы укреплены в зубных альвеолах челюстей. Корни зубов



Рис. 169. *Зубы верхней челюсти:*
А – постоянные зубы: 1 – медиальный резец; 2 – латеральный резец; 3 – клык; 4 – I малый коренной зуб; 5 – II малый коренной зуб; 6 – I большой коренной зуб; 7 – II большой коренной зуб; 8 – III большой коренной зуб; Б – молочные зубы ребенка 4 лет: 1 – резцы; 2 – клык; 3 – коренные зубы

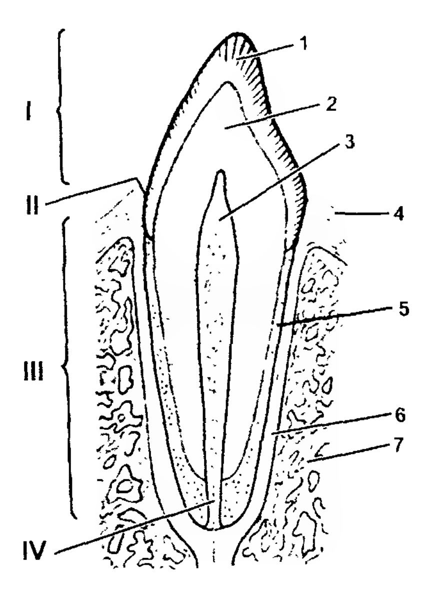


Рис. 170. *Строение зуба:*
1 – эмаль; 2 – дентин; 3 – пульпа зуба; 4 – десна; 5 – цемент; 6 – периодонт; 7 – кость; I – коронка зуба; II – шейка зуба; III – корень зуба; IV – канал корня зуба

плотно срастаются с поверхностью зубных ячеек посредством *периодонта* – пучков соединительнотканных волокон, которые проникают с одной стороны в кость альвеолы, с другой – в цемент корня зуба. Зуб построен, главным образом, из дентина, который в области корня покрыт цементом, а в области коронки – эмалью. Будучи весьма прочными, зубы сохраняются в течение сотен тысяч лет, что играет важную роль для палеонтологии и антропологии.

Прорезывание молочных зубов начинается на шестом-седьмом месяце жизни ребенка и заканчивается к трем годам жизни. У ребенка 20 молочных зубов. На каждой верхней и половине нижней челюсти ребенка расположены два резца, один клык и два больших коренных зуба. С 6 – 7 лет начинается смена молочных зубов постоянными. Сроки прорезывания молочных и постоянных зубов представлены в таблице 34.

Железы рта. В слизистой оболочке, подслизистой основе, толще мышц, а также между слизистой оболочкой и надкостницей твердого нёба находится множество мелких слюнных желез. В ротовую полость открываются протоки трех пар больших слюнных желез: околоушных, подчелюстных и подъязычных и множества мелких, выделяющих белковый секрет (околоушные и железы языка, расположенные в области желобоватых сосочков); слизь (нёбные и задние язычные);

Таблица 34

Средние сроки прорезывания зубов

Зуб	Молочные	Постоянные
Внутренний резец	6 – 8 мес.	7 – 7 1/2 лет
Наружный резец	7 – 9 мес.	8 – 8 1/2 лет
Клык	15 – 20 мес.	11 – 11 1/2 лет
Первый малый коренной	—	10 – 10 1/2 лет
Второй малый коренной	—	11 – 11 1/2 лет
Первый большой коренной	12 – 15 мес.	7 – 7 1/2 лет
Второй большой коренной	20 – 24 мес.	12 – 12 1/2 лет
Третий большой коренной	—	18 – 25 лет и позднее

или смешанный секрет (губные, щечные, передние язычные, подъязычные, поднижнечелюстные).

Самая крупная *околоушная железа* (масса 20 – 30 г) расположена на боковой поверхности лица спереди и ниже ушной раковины. Выводной околоушный проток (Стеннонов) открывается в преддверии рта на вершине сосочка, расположенного на уровне второго верхнего большого коренного зуба. *Поднижнечелюстная железа* (масса 13 – 16 г) располагается в поднижнечелюстном треугольнике поверхностно, ее выводной проток (Вартонов) открывается на сосочке сбоку от уздечки языка. Самая маленькая *подъязычная железа* (масса около 5 г) расположена на верхней поверхности диафрагмы рта. Ее главный большой подъязычный проток открывается одним общим отверстием с протоком поднижнечелюстной железы или рядом с ним.

Слюнные железы выделяют в сутки от 500,0 мл до 2 л *слюны*, состоящей преимущественно из воды (до 99,5%), солей, ферментов (амилазы и глюкозидазы), слизи, электролитов, а также бактерицидного вещества лизоцима и иммуноглобулинов. Наличие крупных слюнных желез характерно только для млекопитающих (и человека). Основная функция слюны – смачивание и частичная переработка пищи. У новорожденных детей слюнные железы развиты слабо, их быстрый рост происходит в период от 4 мес. до 2 лет.

В полости рта пища измельчается, увлажняется и смешивается со слюной. Очень важно тщательное пережевывание пищи. Жевание у здорового человека – это рефлекторный акт, который регулируется корой больших полушарий головного мозга. Жевание осуществляется благодаря координированной деятельности челюстей, зубов, жевательных и мимических мышц, языка, щек, нёба, дна полости рта.

Слюна смачивает пищу, а слизь, содержащаяся в слюне, облегчает глотание. Уже в полости рта начинается расщепление углеводов. Слюна растворяет молекулы вкусовых веществ, которые попадают во вкусовые почки в растворенном виде. Кроме того, благодаря содержанию лизоцима слюна дезинфицирует полость рта. Слюноотделение является рефлекторным актом и увеличивается уже при виде пищи, в ответ на запах пищи и при мыслях о еде. В начале XX века **И. П. Павлов** обнаружил, что, как только пища попадает в рот собаки, начинает рефлекторно вырабатываться слюна. Когда собака просто видит пищу, то также автоматически начинается слюноотделение, но в этом случае рефлекс значительно менее постоянен и зависит от дополнительных факторов, таких как голод или переедание. Если сочетать пищу с звуковым или зрительным сигналом, то после нескольких повторений слюна начинает вырабатываться в ответ на сигнал даже без пищи. Павлов назвал это явление *условным рефлексом*. Таким образом, один только вид или запах пищи действует как сигнал для образования слюны. «Любое явление во внешнем мире может быть превращено во временный сигнал объекта, стимулирующий слюнные железы, – писал Павлов, – если стимуляция этим объектом слизистой оболочки ротовой полости будет связана повторно... с воздействием определенного внешнего явления на другие чувствительные поверхности тела». Открытие И.П. Павловым условного рефлекса привело к созданию новой отрасли науки – физиологии высшей нервной деятельности. В основе

условного рефлекса лежит формирование новых или модификация существующих нервных связей, происходящих в индивидуальной жизни животных и человека под влиянием изменений внешней среды. Эти временные связи тормозятся при отмене подкрепления.

Глотка представляет собой воронкообразный канал, длиной у взрослого человека 11 – 12 см. Верхняя стенка глотки сращена с основанием черепа; на границе между VI и VII шейными позвонками она, суживаясь, переходит в пищевод. Полость глотки делится на три части: верхнюю – носовую, среднюю – ротовую и нижнюю – гортанную. На боковых стенках глотки с обеих сторон расположены глоточные отверстия слуховой (евстахиевой) трубы, которая соединяет глотку с полостью среднего уха и способствует сохранению в нем постоянной величины атмосферного давления.

Поперечнополосатые мышцы глотки располагаются в двух направлениях – продольном (подниматели) и поперечном, циркулярном (сжиматели). В полости глотки имеется важный защитный аппарат – *лимфоэпителиальное кольцо*, названное по имени Н.И. Пирогова, который впервые обратил на него внимание. Сюда входят нёбные, язычная, глоточная и трубные миндалины (см. раздел «Органы кроветворения и иммунной системы»).

Глотание – рефлекторный акт, который начинается в тот момент, когда пищевой комок соприкасается с нёбом, корнем языка или задней стенкой глотки. При глотании продольные мышцы глотки, сокращаясь, поднимают ее, а циркулярные сокращаются сверху вниз, тем самым продвигая пищу в направлении к пищеводу. В акте глотания участвует также нёбная занавеска и мышцы языка. *В глотке человека происходит перекрест дыхательного и пищеварительного путей.* При глотании мягкое нёбо обособляет носоглотку, гортань поднимается, надгортанник опускается и прикрывает вход в нее, язык отодвигается назад, пища поступает в пищевод. При дыхании корень языка прижимается к нёбу, закрывая выход из полости рта, а надгортанник

поднимается, открывая вход в гортань, куда устремляется струя воздуха (рис. 171).

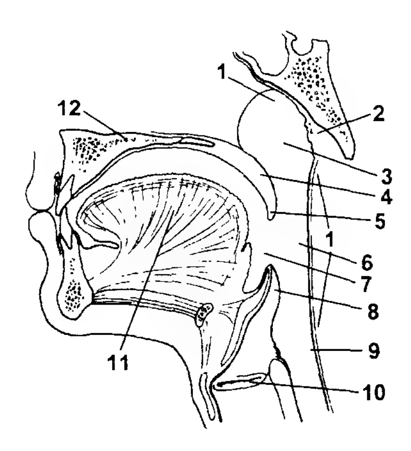


Рис. 171. *Схема строения глотки:*
1 – свод глотки; 2 – глоточная (аденоидная) миндалина; 3 – носовая часть глотки; 4 – мягкое нёбо (нёбная занавеска); 5 – нёбный язычок; 6 – ротовая часть глотки; 7 – зев; 8 – надгортанник; 9 – гортанная часть глотки; 10 – голосовая щель; 11 – язык; 12 – твердое нёбо

Пищевод человека – цилиндрическая трубка, длиной у взрослого человека 22 – 30 см, сплющенная спереди назад, которая в спокойном состоянии имеет щелевидный просвет. Пищевод начинается на уровне границы между VI и VII шейными позвонками и оканчивается на уровне XI грудного позвонка. В пищеводе различают три части: шейную, грудную и брюшную, последняя – самая короткая (1 – 1,5 см) находится под диафрагмой, через пищеводное отверстие которой пищевод проходит в брюшную полость (рис. 172). Окруженный рыхлой волокнистой неоформленной соединительной тканью пищевод подвижен. Мышечная оболочка верхней трети пищевода образована поперечнополосатыми мышечными волокнами, в средней – они постепенно замещаются гладкими, в нижней – полностью состоят из гладких мышечных волокон. Мышечная оболочка обусловливает движения пищевода

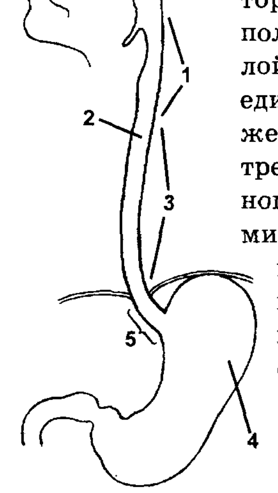


Рис. 172. *Пищевод и желудок (схема):*
1 – шейная часть; 2 – пищевод; 3 – грудная часть; 4 – тело желудка; 5 – брюшная часть

и его постоянный тонус. Мышечные волокна располагаются в два слоя: внутренний кольцевой и наружный продольный. Мышцы пищевода, последовательно сокращаясь сверху вниз, проталкивают пищевой комок в желудок. При этом плотная пища проходит по пищеводу за 3 – 9 с, жидкая – за 1 – 2 с.

Желудок, расположенный в левом подреберье и надчревной области, напоминает реторту или грушу, однако форма его постоянно изменяется в зависимости от количества съеденной пищи, положения тела и т. д. Вход в желудок – его кардиальная часть, слева от нее желудок расширяется, образуя дно, которое переходит в тело. Левый выпуклый край желудка формирует большую кривизну, правый, вогнутый – малую кривизну. Выход из желудка называется привратником (пилорус), он снабжен кольцевой мышцей – сфинктером. Суженная часть желудка, примыкающая к привратнику, называется пилорической (рис. 173). Емкость желудка взрослого человека варьирует в зависимости от принятой пищи и жидкости от 1,5 до 4 л.

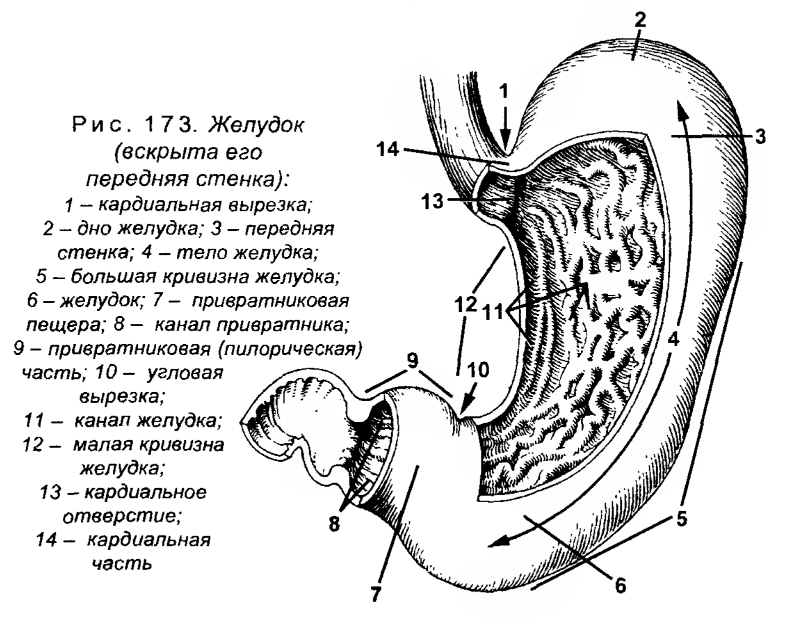


Рис. 173. *Желудок (вскрыта его передняя стенка):*
1 – кардиальная вырезка; 2 – дно желудка; 3 – передняя стенка; 4 – тело желудка; 5 – большая кривизна желудка; 6 – желудок; 7 – привратниковая пещера; 8 – канал привратника; 9 – привратниковая (пилорическая) часть; 10 – угловая вырезка; 11 – канал желудка; 12 – малая кривизна желудка; 13 – кардиальное отверстие; 14 – кардиальная часть

Слизистая оболочка желудка покрыта однослойным цилиндрическим железистым эпителием, выделяющим слизь, которая располагается в виде нескольких слоев, лежащих друг за другом, и выполняет защитную функцию. Многочисленные (около 40 млн) желудочные железы залегают в собственной пластинке слизистой оболочки почти вплотную друг к другу. Различают три группы желез: преобладают собственные (фундальные), у человека их около 35 млн, длина каждой около 0,65 мм, диаметр 30 – 50 мкм; пилорические (около 3,5 млн) и кардиальные. В собственных железах выделяют четыре типа клеток: главные вырабатывают пепсиноген и реннин; париетальные (обкладочные) – компоненты соляной кислоты и внутренний антианемический фактор; слизистые (добавочные и шеечные) – слизь; эндокринные – серотонин, эндофрины и другие биологически активные вещества (рис. 174). В пилорических железах имеется большое количество эндокринных клеток, вырабатывающих серотонин, эндофрины, соматостатин, гастрин (последний стимулирует секрецию соляной кислоты париетальными клетками) и другие биологически активные вещества.

Желудок растет очень быстрыми темпами. Так, если масса внутренних органов увеличивается от рождения до полового созревания примерно в 12 раз, тело в целом в 20 и более раз, то желудок в 24 раза. Объем желудка новорожденного ребенка составляет 30 – 35 см^3, через две недели уже 90 см^3, в 3 года – 575 – 680 см^3, у взрослого он равен 1200 – 1600 см^3, т.е. превосходит в 50 раз первоначальную величину. Желудочные железы у новорожденного ребенка развиты слабо, количество их составляет 120 – 123 на 1 мм^2 (у взрослого 260 – 270 на 1 мм^2), всего около 500 000 желез. Их количество быстро увеличивается. В двухмесячном возрасте их насчитывается около 1,8 млн, в двухлетнем – 8 млн, в шестилетнем – 10 млн, в 15-летнем – 18 млн, а у взрослого – около 40 млн.

Мышечная оболочка сформирована гладкой мышечной тканью, образующей три слоя: наружный –

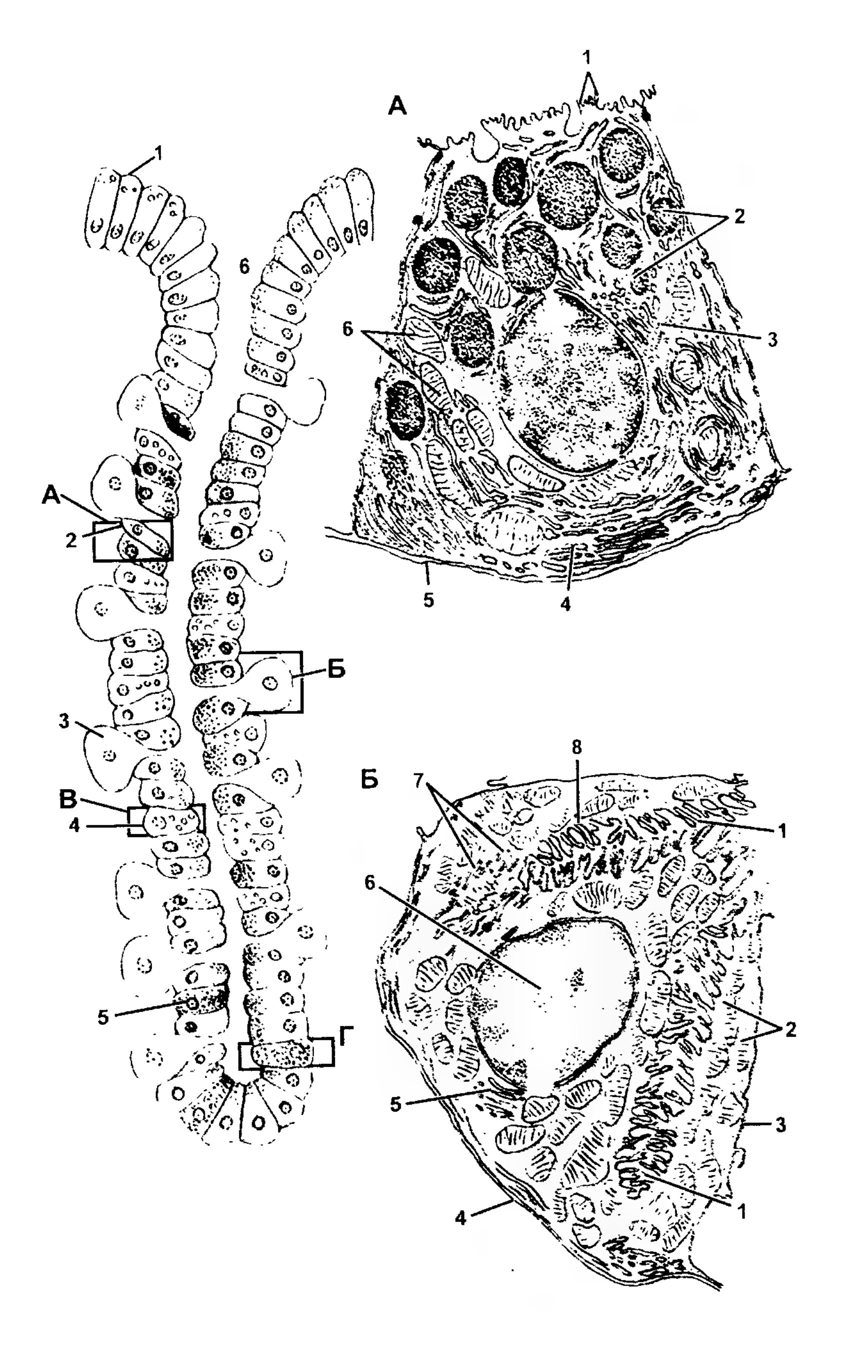
продольный, средний – циркулярный, внутренний – косой. Циркулярный слой наиболее развит в пилорическом отделе, где образует упомянутый сжиматель привратника (толщиной 3 – 5 мм), при сокращении которого закрывается выход из желудка. Деятельность мышц желудка у живого человека обусловливает его моторику, поддерживает тонус, почти стабильное давление в просвете желудка и осуществляет перемешивание и опорожнение.

Однокамерный желудок служит резервуаром для проглоченной пищи, в котором пища интенсивно перемешивается и передвигается, и, что самое важное, благодаря выделению желудочного сока (в состав которого входят пепсин, реннин, липаза, соляная кислота и слизь) осуществляется частичная химическая переработка пищи. Кроме того, желудок выполняет выделительную, эндокринную и всасывательную функции (всасываются сахара, спирт, вода, соли), в стенке желудка образуется внутренний антианемический фактор, который способствует поглощению поступающего с пищей витамина B_{12}, что предотвращает развитие анемии.

В желудке продолжается расщепление углеводов амилазой слюны, осуществляется частичное расщепление белковых молекул, в том числе и коллагена, а также жиров молока. У детей до 60% жира молока расщепляется в желудке.

Железы желудка выделяют за сутки 1,5 – 2,5 л кислого желудочного сока (pH = 0,8 – 1,5), в котором содержится около 99% воды, соляная кислота (0,3 – 0,5%), ферменты, слизь, соли и др. вещества. Под влиянием соляной кислоты пепсиноген превращается в активный пепсин. Соляная кислота образуется уже в полости желудка из выделяемых клетками желез ионов H^+ и Cl^-. Слизь предохраняет слизистую оболочку желудка от ее повреждения соляной кислотой и пепсином.

Количество желудочного сока, его состав, кислотность, содержание ферментов зависят от количества, качества и консистенции пищи. Пища, смешанная



1
А
2
3
6
5
4
1
6
А
2
3
Б
В
4
5
Г
Б
7
8
1
6
2
5
3
4
1

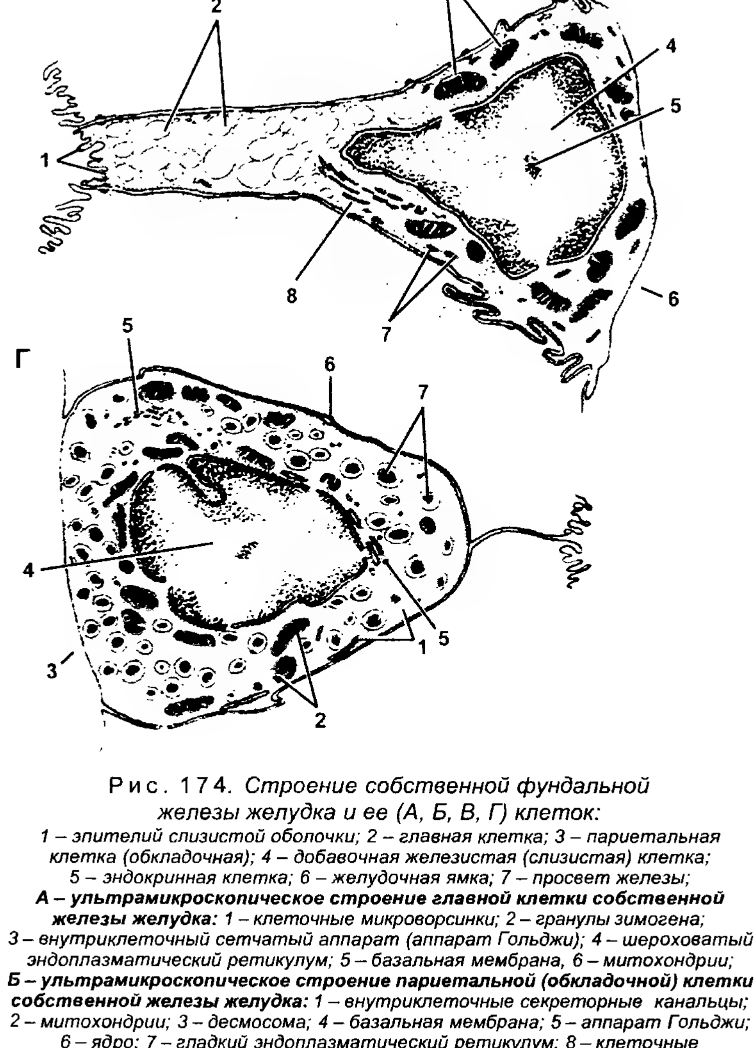


Рис. 174. *Строение собственной фундальной железы желудка и ее (А, Б, В, Г) клеток:*

1 – эпителий слизистой оболочки; 2 – главная клетка; 3 – париетальная клетка (обкладочная); 4 – добавочная железистая (слизистая) клетка; 5 – эндокринная клетка; 6 – желудочная ямка; 7 – просвет железы; ***А – ультрамикроскопическое строение главной клетки собственной железы желудка:*** *1 – клеточные микроворсинки; 2 – гранулы зимогена; 3 – внутриклеточный сетчатый аппарат (аппарат Гольджи); 4 – шероховатый эндоплазматический ретикулум; 5 – базальная мембрана, 6 – митохондрии;* ***Б – ультрамикроскопическое строение париетальной (обкладочной) клетки собственной железы желудка:*** *1 – внутриклеточные секреторные канальцы; 2 – митохондрии; 3 – десмосома; 4 – базальная мембрана; 5 – аппарат Гольджи; 6 – ядро; 7 – гладкий эндоплазматический ретикулум; 8 – клеточные микроворсинки;* ***В – ультрамикроскопическое строение слизистой (добавочной) клетки собственной железы желудка:*** *1 – клеточные микроворонки; 2 – слизистые гранулы; 3 – митохондрии; 4 – ядро; 5 – ядрышко; 6 – базальная мембрана; 7 – шероховатый эндоплазматический ретикулум; 8 – аппарат Гольджи;* ***Г – ультрамикроскопическое строение желудочного эндокриноцита собственной железы дна желудка:*** *1 – эндоплазматическая сеть; 2 – митохондрии; 3 – базальная мембрана; 4 – ядро; 5 – аппарат Гольджи; 6 – десмосома; 7 – аргентаффинные гранулы*

с желудочным соком, называется химусом. Желудочный сок начинает вырабатываться условно-рефлекторно. Как только пища попадает в рот, возбуждаются рецепторы органов вкуса и обоняния, благодаря этому усиливается выделение желудочного сока (безусловный рефлекс). При попадании пищи в желудок выделение желудочного сока усиливается. Белковая пища является наиболее эффективным возбудителем желудочной секреции, максимум достигается во время второго часа. Самым слабым возбудителем желудочной секреции является углеводная пища (в том числе хлеб). Жиры вначале тормозят, а затем возбуждают желудочную секрецию. Переваривающая активность желудочного сока наиболее высокая в ответ на поступление белковой пищи, она ниже – при жировой и самая низкая – при углеводной. Стресс и сильные эмоции усиливают желудочную секрецию; страх и депрессии угнетают ее. После приема смешанной пищи вначале эвакуация происходит быстро, а затем постепенно замедляется. Эвакуация пищи из желудка в двенадцатиперстную кишку происходит отдельными порциями и обусловлена, главным образом, сокращениями мышечной оболочки желудка, а пилорический жом препятствует ее обратному забрасыванию в желудок. Пища находится в желудке различное время. Скорость эвакуации связана с количеством, составом и степенью измельчения пищи в ротовой полости. Так, плохо пережеванная пища дольше задерживается в желудке, чем кашицеобразная или жидкая. Эвакуация содержимого желудка начинается, когда содержимое желудка становится жидким (или полужидким). Быстрее всего удаляются из желудка углеводы (через 1,5 – 2 часа), медленнее белки, дольше всего задерживаются в желудке жиры (четыре и более часов).

Тонкая кишка человека подразделяется на двенадцатиперстную (длиной 25 – 30 см), тощую (длиной 2 – 2,5 м) и подвздошную (длиной 2,5 – 3,5 м) кишки. Тощая кишка короче, а подвздошная длиннее. Диаметр тонкой кишки не превышает 5 см. Тонкая кишка образует множество петель, слизистая оболочка – многочисленные

круговые складки, благодаря чему увеличивается всасывательная поверхность слизистой оболочки, размер и количество складок уменьшаются по направлению к толстой кишке. У дистального конца подвздошной кишки складки исчезают. Поверхность слизистой оболочки усеяна кишечными ворсинками и криптами. *Ворсинки* являются выростами собственной пластинки слизистой оболочки. В центре ворсинки проходит лимфатический капилляр, слепо начинающийся на ее вершине. В каждую ворсинку входит по 1 – 2 артериолы, которые распадаются на капиллярные сети, расположенные вблизи эпителиальных клеток. Из капилляров кровь собирается в венулу, проходящую вдоль оси ворсинки (рис. 175).

Поверхность ворсинок покрыта однослойным цилиндрическим эпителием, в котором имеются клетки трех видов: выделяющие слизь бокаловидные, кишечные эпителиоциты с исчерченной каемкой и небольшое количество эндокринных клеток. Больше всего кишечных эпителиоцитов с исчерченной каемкой на их обращенной в просвет кишечника (апикальной) поверхности имеется на каемке, образованной огромным количеством микроворсинок (1500 – 3000 на поверхности каждой клетки), которые увеличивают еще в 30 – 40 раз всасывающую поверхность.

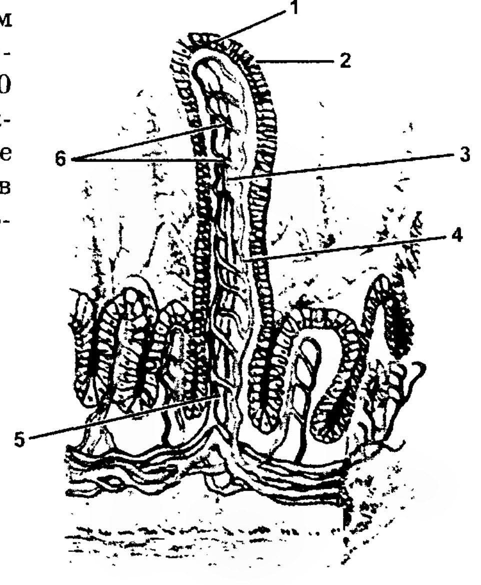


Рис. 175. *Строение ворсинки тонкой кишки: 1 – кишечные эпителиоциты (с исчерченной каемкой); 2 – бокаловидная клетка; 3 – центральный лимфатический сосуд; 4 – артериола; 5 – венула; 6 – кровеносные капилляры*

Кишечные крипты (крипты Либеркюна) – углубления собственной пластинки слизистой оболочки в виде трубочек (длиной 0,25 – 0,5 мм, диаметром до 0,07 мм), устья которых открываются в просветах между ворсинками. Количество их достигает 80 – 100 на 1 мм^2. Крипты выстланы эпителиальными клетками пяти видов. Это кишечные эпителиоциты с исчерченной каемкой, бокаловидные, эндокринные, бескаемчатые и клетки Панета. Клетки первых трех типов аналогичны клеткам ворсинок. Эндокринные клетки вырабатывают серотонин и кишечные гормоны (например, секретин, холецистокинин и др.). На дне крипт располагаются клетки Панета, которые по современным воззрениям вырабатывают лизоцим и фермент эрепсин, участвующий в расщеплении дипептидов. Мелкие цилиндрические бескаемчатые клетки, расположенные на дне крипт между клетками Панета, активно делятся митотически и являются источником восстановления эпителия ворсинок и крипт.

В собственной пластинке слизистой оболочки имеется множество одиночных лимфоидных узелков диаметром 0,5 – 3 мм, а также скопления лимфоидных узелков, называемые Пейеровыми бляшками. Они расположены, в основном, в подвздошной кишке. Лимфоидная ткань лучше выражена у детей. Количество одиночных узелков и их агрегатов с возрастом уменьшается. У взрослых число Пейеровых бляшек достигает 30 – 40, у стариков их еще меньше. Лимфоидная ткань, расположенная в стенке кишки, выполняет защитную и кроветворную функции.

Мышечная оболочка тонкой кишки, состоящая из более мощного внутреннего циркулярного и наружного продольного слоев, осуществляет маятникообразные и перистальтические движения кишки и обеспечивает постоянное тоническое сокращение ее мускулатуры.

Двенадцатиперстная кишка имеет форму подковы, огибающей головку поджелудочной железы. Слизистая оболочка двенадцатиперстной кишки образует множество широких и коротких ворсинок (22 – 40 на 1 мм^2).

Слизистая оболочка формирует, кроме круговых, и одну продольную складку, которая заканчивается большим двенадцатиперстным сосочком (Фатеров), на вершине которого открываются общий желчный проток и главный проток поджелудочной железы. В подслизистой основе встречаются сложные разветвленные трубчатые железы, которые вырабатывают секрет, участвующий в переваривании белков и углеводов, слизь, а также многочисленные гормоны и биологически активные вещества.

Печень – самая крупная железа человека. Масса печени взрослого человека составляет около 1/36 массы тела (1,5 – 2 кг), у новорожденного ребенка – 1/20 (около 135 г), и она занимает большую часть брюшной полости. Печень участвует в обмене белков, углеводов, жиров, витаминов и т. д. Среди многочисленных функций печени весьма важны защитная, обезвреживающая, желчеобразовательная и др. В утробном периоде печень является важным кроветворным органом.

Печень расположена справа под диафрагмой, лишь небольшая часть ее заходит у взрослого человека влево от средней линии. Край печени острый. Передневерхняя (диафрагмальная) поверхность выпуклая соответственно вогнутости диафрагмы.

Печень покрыта соединительнотканной оболочкой (Глиссонова капсула). Прослойки соединительной ткани внутри печени разделяют ее перенхиму на шестиугольные дольки призматической формы, около 1,5 мм в диаметре (классические дольки).

Сложной и многогранной функции печени соответствует характер ее сосудистой системы, строение и функция клеток, образующих печеночную ткань. Печень, в отличие от всех других органов, получает кровь из двух источников: артериальную – из печеночной артерии и венозную – из воротной вены (рис. 176). И та и другая кровь проходит через синусоидальные кровеносные капилляры, по которым кровь течет очень медленно. Воротная вена собирает кровь от желудка, тонкой кишки, поджелудочной железы, селезенки

и большого сальника. Войдя в ворота печени, оба сосуда (печеночная артерия и воротная вена) разделяются на долевые, сегментарные и т. д., вплоть до междольковых вен и артерий, которые проходят в междольковых соединительнотканных прослойках вдоль боковых поверхностей классических печеночных долек, между ними вместе с желчными протоками и лимфатическими сосудами, образуя так называемые триады. От междольковых сосудов под прямым углом отходят вокругдольковые, которые окружают дольку наподобие кольца. От них начинаются синусоидальные капилляры, которые на периферии долек соединяются между собой, образуя один капилляр, следующий к центру

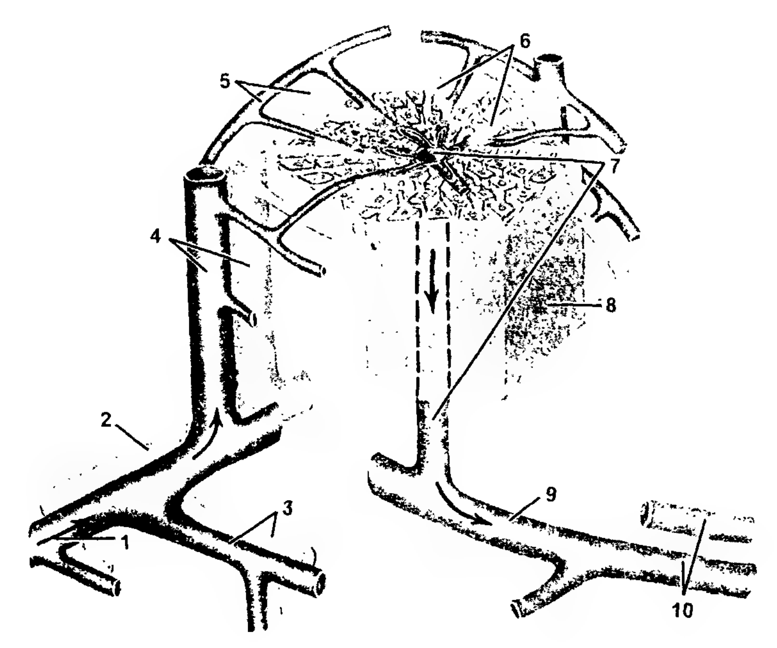


Рис. 176. *Кровоснабжение печени:*
1 – воротная вена; 2 – печеночная артерия; 3 – сегментарные вена и артерия; 4 – междольковые вена и артерия; 5 – вокругдольковые вены и артерия; 6 – внутридольковые синусоидные капилляры; 7 – центральная вена; 8 – классическая печеночная долька; 9 – поддольковая (собирательная) вена; 10 – печеночные вены (по В. Г. Елисееву и др., 1970)

дольки, где вливаются в центральную вену дольки. Последняя, в свою очередь, впадает в поддольковую вену. Поддольковые вены являются начальными сосудами системы печеночных вен, которые, укрупняясь, собираются в три-четыре печеночные вены, впадающие в нижнюю полую вену. Через один грамм печеночной ткани в минуту проходит около 0,85 мл крови, в течение часа вся кровь человека несколько раз проходит через синусоидальные капилляры печени. Это дало основание старым анатомам назвать печень «самой нагруженной гаванью во всей реке жизни».

Кровеносные капилляры имеют собственную стенку, образованную двумя типами клеток: эндотелиальными клетками и расположенными между ними звездчатыми клетками Купфера, имеющими длинные отростки, свободно свисающие в просвет капилляра. Эти клетки, относящиеся к системе макрофагов, обладают выраженной фагоцитарной активностью. Желчные капилляры не имеют собственной стенки, плазматические мембраны соседних печеночных клеток образуют стенку желчного капилляра. Иными словами, желчные капилляры, по существу, являются расширенными зонами межклеточных щелей. В то же время в местах перехода межклеточных щелей в желчные капилляры участки плазматических мембран клеток утолщены, благодаря этому желчные капилляры не сообщаются с другими межклеточными щелями и у здорового человека желчь не проникает в кровь. Желчные капилляры начинаются слепо вблизи центральной вены и направляются к периферии дольки, где переходят в междольковые желчные протоки. У ворот печени путем слияния правой и левой ветвей, приносящих желчь из соответствующих долей печени, образуется общий печеночный проток.

Печеночные клетки (гепатоциты) богаты митохондриями (до 1000 и более в одной клетке), элементами зернистой и незернистой цитоплазматической сети и комплекса Гольджи, рибосомами и особенно отложениями гликогена. Клетки располагаются в виде тяжей

(печеночные трабекулы) между капиллярами двумя рядами так, чтобы плазматическая мембрана каждой из них обязательно контактировала одной своей стороной с просветом желчного капилляра, другой соприкасалась со стенкой кровеносного капилляра (рис. 177). Для этого трабекулы не могут одновременно в двух направлениях состоять более чем из двух клеток, это возможно лишь в одном направлении: только в толщину или в ширину. Такое строение способствует осуществлению секреции гепатоцитов в двух направлениях: в желчные

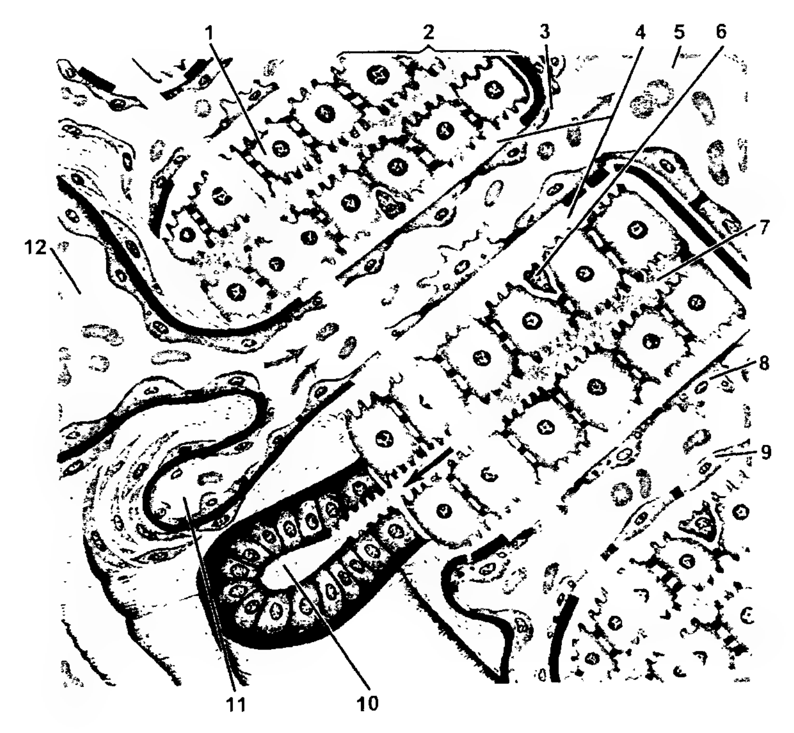


Рис. 177. *Строение печеночной балки:*
1 – гепатоцит; 2 – печеночная балка; 3 – гемокапилляр (синусоидный сосуд); 4 – вокругсинусоидное пространство (Диссе); 5 – центральная вена; 6 – вокругсинусоидный липоцит; 7 – желчный капилляр; 8 – звездчатый ретикулоэндотелиоцит; 9 – эндотелиальная клетка; 10 – вокругдольковый желчный проток; 11 – вокругдольковая артерия; 12 – вокругдольковая вена (по В. Г. Елисееву и др., 1970)

протоки – желчь, в кровеносные капилляры – глюкозу, мочевину, белки, жиры, витамины и т. д.

Желчь вырабатывается постоянно, однако есть основание считать, что в печени существует суточный ритм: ночью преобладает синтез гликогена, днем – желчи. В течение суток у человека образуется от 500,0 до 1000,0 мл желчи, ее pH = 7,8 – 8,6; содержание воды достигает 95 – 98%. В желчи имеются соли желчных кислот, билирубин, холестерин, жирные кислоты, лецитин, минеральные элементы. Однако в связи с ритмом питания нет необходимости в постоянном поступлении желчи в двенадцатиперстную кишку. Этот процесс регулируется гуморальными и нервно-рефлекторными механизмами.

Желчный пузырь, являющийся резервуаром для хранения желчи, представляет собой удлиненный мешок, длиной 8 – 12 см, шириной 4 – 5 см, с расширенным дном, напоминающим по своей форме грушу емкостью около 40 $см^3$. Складчатая слизистая оболочка выстлана однослойным цилиндрическим эпителием, поверхность которого покрыта исчерченной каемкой из микроворсинок, интенсивно всасывающим воду, поэтому пузырная желчь сгущается в три – пять раз по сравнению с желчью из общего печеночного протока. *Пузырный проток*, соединяясь с *общим печеночным*, образует *общий желчный проток*, который направляется вниз, прободает нисходящую часть двенадцатиперстной кишки, сливаясь с протоком поджелудочной железы, и открывается на вершине большого сосочка двенадцатиперстной кишки. Пучки мышечных волокон окружают конец общего желчного протока в толще стенки кишки, образуя сфинктер Одди, который препятствует затеканию содержимого двенадцатиперстной кишки в желчный и панкреатический протоки. Выше него, над местом слияния протока поджелудочной железы с общим желчным, располагается еще один сфинктер общего желчного протока (Бойдена), который регулирует собственно приток желчи в кишку или желчный пузырь.

Одно из наиболее распространенных заболеваний желчных путей – желчнокаменная болезнь. Камни образуются у тех людей, у которых желчь перенасыщена холестерином, выпадающим в осадок в виде кристаллов. Около 90% желчных камней состоит из холестерина.

Поджелудочная железа – вторая по величине железа пищеварительного тракта (масса 60 – 100 г, длина 15 – 22 см) – перекидывается в поперечном направлении через тело первого поясничного позвонка. Ее широкая головка располагается внутри подковы двенадцатиперстной кишки и незаметно переходит в тело, которое заканчивается суженным хвостом, достигающим ворот селезенки.

Поджелудочная железа, по существу, состоит из двух желез. *Экзокринная часть* вырабатывает у человека в течение суток 1500 – 2000 мл водянистого панкреатического сока (pH = 8 – 8,5), содержащего ферменты трипсин и химотрепсин, участвующие в переваривании белков; амилазу, гликозидазу и галактозидазу, переваривающие углеводы; липолитическую субстанцию, липазу, участвующие в переваривании жиров; а также ферментов, расщепляющих нуклеиновые кислоты. Экзокринная часть поджелудочной железы представляет собой сложную альвеолярно-трубчатую железу, разделенную очень тонкими перегородками на дольки, в которых тесно лежат ацинусы, образованные одним слоем железистых ацинозных клеток, богатых элементами зернистой цитоплазматической сети и гранулами, содержащими ферменты. Главный проток поджелудочной железы (Вирсунгов) проходит слева направо через железу и открывается на вершине большого сосочка двенадцатиперстной кишки после слияния с общим желчным протоком.

Эндокринная часть, продуцирующая гормоны, регулирующие углеводный и жировой обмен (инсулин, глюкагон), соматостатин и др., образована группами

клеток, которые располагаются в виде островков, диаметром 0,1 – 0,3 мм в толще железистых долек (островки Лангерганса). Количество островков у взрослого человека колеблется от 200 тыс. до 1800 тыс. (см. раздел «Эндокринный аппарат»).

Поджелудочная железа новорожденного ребенка очень мала, она весит около 2 – 3 г. У новорожденных и детей раннего возраста железа отличается большим абсолютным и относительным количеством панкреатических островков.

Функция тонкой кишки. Благодаря движениям тонкой кишки кислый химус, поступающий из желудка, перемешивается с щелочными соками поджелудочной железы, печени и кишечных желез, причем кишечное содержимое постоянно контактирует со слизистой оболочкой тонкой кишки. В течение суток у человека выделяется до 2,5 л кишечного сока. Его многочисленные ферменты, расщепляющиеся белки, жиры, углеводы, происходят из разрушенных слущенных эпителиальных клеток слизистой оболочки кишечника. В результате непрерывного процесса регенерации клетки восстанавливаются.

В тонкой кишке продолжается химическая переработка пищи и всасывание продуктов расщепления, а также механическое перемешивание и продвижение ее в направлении толстой кишки. Эндокринные клетки вырабатывают различные гормоны и биологически активные вещества. У человека всасывающая поверхность тонкой кишки благодаря наличию складок слизистой оболочки, ворсинок и микроворсинок клеток кишечного эпителия достигает 200 м^2.

Во время пищеварения секреция желчи и ее выделение в просвет кишечника резко увеличивается; вне его сфинктер Одди закрыт, и желчь накапливается в желчном пузыре, где она концентрируется. Уже через 3 – 12 минут после начала еды рефлекторно усиливается секреция желчи. Особенно интенсивно выделяется желчь при поедании смешанной пищи, большое

количество выделяется в ответ на потребление жира, молока, мяса, яичных желтков. Из желчного пузыря желчь выделяется в двенадцатиперстную кишку благодаря сокращению мышц желчного пузыря и расслаблению сфинктера общего желчного протока. Желчь нейтрализует кислую реакцию химуса, инактивирует пепсин, компоненты желчи эмульгируют жиры, содержащиеся в пищевых продуктах, тем самым облегчая действие ферментов, расщепляющих жиры, и стимулируют всасывание продуктов переработки жиров.

Секреция сока поджелудочной железы начинается рефлекторно уже при мыслях о пище, взгляде на нее, обстановке еды. Поступление пищи в ротовую полость, раздражение рецепторов органа вкуса и обоняния, поступление пищи в желудок и раздражение его рецепторов рефлекторно усиливают секрецию сока поджелудочной железы, которая достигает максимума при поступлении химуса в двенадцатиперстную кишку. Белковая и углеводная пища увеличивает секрецию сока поджелудочной железы в первые два часа с максимумом во время второго часа после еды, причем секреция длится от 4 – 5 часов (белковая пища) до 9 – 10 часов (хлеб); при приеме жирной пищи (включая молоко) секреция длится около пяти часов (максимум в течение третьего часа).

В тонкой кишке происходит переваривание пищи и всасывание ее компонентов. При этом в полости кишки под влиянием ферментов кишечного и панкреатического соков, желчи происходит лишь расщепление молекул пищевых веществ до отдельных фрагментов. Окончательное расщепление происходит благодаря *мембранному пищеварению*, которое осуществляется на поверхности микроворсинок клеток кишечного эпителия. В них обнаружено большое количество активных ферментов, участвующих в расщеплении и всасывании пищевых продуктов. **А. М. Уголев** (1967) открыл пристеночное пищеварение, которое, в отличие от полостного,

происходящего в просвете кишки, совершается на поверхности микроворсинок. Последние вырабатывают ряд собственных пищеварительных ферментов и адсорбируют на своей поверхности некоторые ферменты из просвета кишечника и пищевые вещества, которые наиболее интенсивно расщепляются и всасываются. *В результате расщепления белков образуются аминокислоты, жиров – глицерин и жирные кислоты, углеводов – моносахариды.* При распаде пищевых веществ утрачиваются многие их свойства, в том числе и вредные. Таким образом предотвращается попадание в организм чужеродного белка.

Ритмичные сокращения ворсинок способствуют всасыванию веществ, которое осуществляется по направлению от наружной поверхности эпителиальных клеток (обращенной в просвет кишки) к внутренней (обращенной к кровеносным и лимфатическим капиллярам). Аминокислоты и моносахариды всасываются в кровь; вода, минеральные соли, витамины, жирные кислоты и глицерин – в лимфу. Активному пищеварению и всасыванию способствует высокий кровоток в тонкой кишке, который во время еды составляет 400 мл/мин, а на высоте пищеварения – 750 – 800 мл/мин.

Еще в начале XX века И. П. Павлов показал, что в каждом отделе пищеварительной системы вырабатываются различные ферменты, которые участвуют в расщеплении белков, жиров и углеводов. Он изучил их взаимодействие и регуляцию выделения, совместную деятельность органов пищеварения и влияние одного отдела на другой. В 1904 г. Павлов был награжден Нобелевской премией по физиологии и медицине «за работу по физиологии пищеварения, благодаря которой было сформировано более ясное понимание жизненно важных аспектов этого вопроса».

Толстая кишка подразделяется на слепую с червеобразным отростком, восходящую ободочную, поперечную ободочную, нисходящую ободочную, сигмовидную ободочную и прямую. Длина толстой кишки колеблется

от 1,5 до 2 м, диаметр слепой кишки достигает 7 – 8 см, он постепенно уменьшается до 4 см в нисходящей ободочной кишке.

Уже по своему внешнему виду толстая кишка отличается от тонкой диаметром, наличием отростков брюшины, заполненных жиром; типичных вздутий (гаустр) и трех продольных мышечных лент (тений), образованных наружным продольным слоем мускулатуры, который на толстой кишке не создает сплошного покрытия. Ленты идут от основания червеобразного отростка до начала прямой кишки. В толстой кишке отсутствуют Пейеровы бляшки. Слизистая оболочка толстой кишки лишена ворсинок, но в ней много складок полулунной формы и значительно большее число крипт, чем в тонкой, они крупнее и шире.

Тонкая кишка впадает в стенку толстой кишки, ниже впадения слепая кишка образует мешок. Подвздошная кишка как бы вдается своим концом внутрь толстой, где имеется сложное анатомическое устройство – *илео-цекальный клапан*, снабженный мышечным сфинктером и двумя губами. Этот клапан замыкает выход из тонкой кишки, периодически он открывается, пропуская содержимое небольшими порциями в толстую кишку; кроме того, он препятствует обратному затеканию содержимого толстой кишки в тонкую.

Слепая кишка расположена в правой подвздошной ямке, ее длина и ширина примерно равны (7 – 8 см); от задней стенки слепой кишки отходит червеобразный отросток длиной 6 – 8 см, размеры его непостоянны и варьируют в широких пределах.

Слепая кишка непосредственно переходит в *восходящую ободочную кишку* длиной 14 – 18 см, которая направляется вверх. У нижней поверхности печени, изогнувшись примерно под прямым углом, она переходит в *поперечно-ободочную* длиной 25 – 30 см, которая пересекает брюшную полость справа налево. В левой части брюшной полости у нижнего конца селезенки ободочная кишка вновь изгибается, поворачивает вниз

и переходит в *нисходящую ободочную* длиной около 10 см. В левой подвздошной ямке она образует петлю – *сигмовидную ободочную кишку* и опускается в малый таз, где загибается и, направляясь вниз и влево, переходит на уровне мыса крестца в *прямую кишку*, которая тянется до заднего прохода. Верхний тазовый отдел прямой кишки длиной 12 – 15 см расположен в полости таза; книзу кишка расширяется, образуя ампулу, диаметр которой при наполнении может увеличиваться до 30 – 40 см. Конечный отдел длиной 2,5 – 4 см, который направляется назад и вниз, называется *заднепроходным каналом*. Он проходит сквозь тазовое дно и заканчивается *задним проходом*.

Слизистая оболочка прямой кишки образует множество непостоянных продольных и поперечных складок. Продольные мышечные волокна расположены на прямой кишке сплошным слоем, который, утолщаясь в области заднепроходного канала, образует *внутренний сфинктер заднего прохода*, состоящий из гладких мышечных волокон. Непосредственно под кожей лежит кольцеобразный *наружный сфинктер* (поперечнополосатая мышечная ткань). Оба сфинктера, в обычном состоянии замыкающие задний проход, открываются при акте дефекации. Прямая кишка до начала акта дефекации не содержит кала. Резервуаром кала является тазовый отдел толстой кишки.

В любом возрасте длина толстой кишки равна длине тела. Длина кишечника новорожденного ребенка 340 – 460 см, в течение первого года жизни увеличивается на 50%. Соотношение между длиной кишечника и тела у новорожденного составляет 8,3 : 1, на первом году жизни – 6,6 : 1, в 16 лет – 7,6 : 1, у взрослого – 5,4 : 1. Соотношение между толстой и тонкой кишкой у новорожденного составляет 1 : 5, оно не изменяется у грудного ребенка, у взрослого достигает 1 : 4.

В микрофлоре толстой кишки преобладают анаэробные палочки (90%), остальные аэробные: кишечная палочка, молочнокислые бактерии и др. Микроорганизмы,

населяющие толстую кишку, играют важную роль в жизнедеятельности человека. Они участвуют в сбраживании углеводов, гнилостном разложении белков, расщеплении желчных пигментов. Особенно важно равновесие между процессами брожения и гниения: в результате брожения в кишечнике создается кислая среда, препятствующая избыточному гниению. Нормальная кишечная микрофлора способствует выработке организмом естественных защитных факторов; подавляет жизнедеятельность патогенных микробов; синтезирует некоторые витамины (К, Е, B_6, B_{12}); расщепляет небольшое количество клетчатки.

Из тонкой кишки через илео-цекальный клапан в толстую поступает 0,5 – 1 л химуса, который подвергается воздействию бактерий, населяющих толстую кишку. Здесь частично расщепляется растительная клетчатка; разрушаются многие вещества, в результате чего образуются токсические соединения, обезвреживающиеся в печени; всасывается большое количество воды, минеральных веществ, водорастворимых витаминов и в конечном итоге образуется кал. За сутки при правильном питании взрослый человек выделяет 150 – 200 г кала, состоящего из 75 – 80% воды и 20 – 25% сухого остатка, в котором содержатся клетчатка и другие неперевариваемые вещества, бактерии, нерастворимые соли кальция и железа, небольшое количество жира, продукты брожения и гниения. Кроме того, у здорового человека в течение суток образуется и выводится 300 – 350 $см^3$ газа.

Благодаря движениям толстой кишки каловые массы передвигаются в направлении прямой, ее заполнение, повышение давления до 40 – 50 мм. рт. ст. и растяжение вызывает позыв к дефекации, которая осуществляется благодаря сокращению мышечной оболочки прямой кишки, непроизвольному расслаблению внутреннего сфинктера и произвольному расслаблению наружного сфинктера заднего прохода. Контроль над центром дефекации со стороны коры головного мозга устанавливается у ребенка примерно с двух лет.

ПОЛОСТЬ ЖИВОТА. БРЮШИНА И БРЮШИННАЯ ПОЛОСТЬ

Брюшная полость ограничена сверху диафрагмой, внизу продолжается в полость таза, выход из которой закрыт диафрагмой таза. Задняя стенка брюшной полости образована поясничным отделом позвоночника и мышцами (квадратные мышцы поясницы и подвздошно-поясничные мышцы), передняя и боковые – мышцами живота. Изнутри брюшная полость выстлана внутрибрюшной фасцией, к которой прилежат жировая ткань и брюшина. Пространство, ограниченное спереди брюшиной и внутрибрюшной фасцией, называется *забрюшинным.* В нем располагаются некоторые органы (почки, надпочечники, поджелудочная железа и другие) и жировая клетчатка, значительные количества которой находятся на задней брюшной стенке возле расположенных там внутренних органов.

Серозная оболочка, которая выстилает брюшную полость, покрывает расположенные в ней внутренние органы и ограничивает полость брюшины – брюшинную полость (cavitas peritonei), называется брюшиной (peritoneum). Брюшина образована соединительнотканной собственной пластинкой серозной оболочки, богатой эластическими и коллагеновыми волокнами, кровеносными и лимфатическими сосудами и нервами и покрытой однослойным плоским эпителием (мезотелием).

В брюшине различают два листка: один – *париетальная брюшина* – выстилает стенки брюшной полости, другой – *висцеральная брюшина* – покрывает органы. Общая площадь брюшины у взрослого человека 1,6 – 1,75 м. Оба листка брюшины переходят непрерывно со стенок брюшной полости на органы и с органов на стенки брюшной полости, ограничивая брюшинную полость (рис. 178), которая представляет собой узкую щель. В ней находится небольшое количество серозной жидкости, которая пропотевает из кровеносных

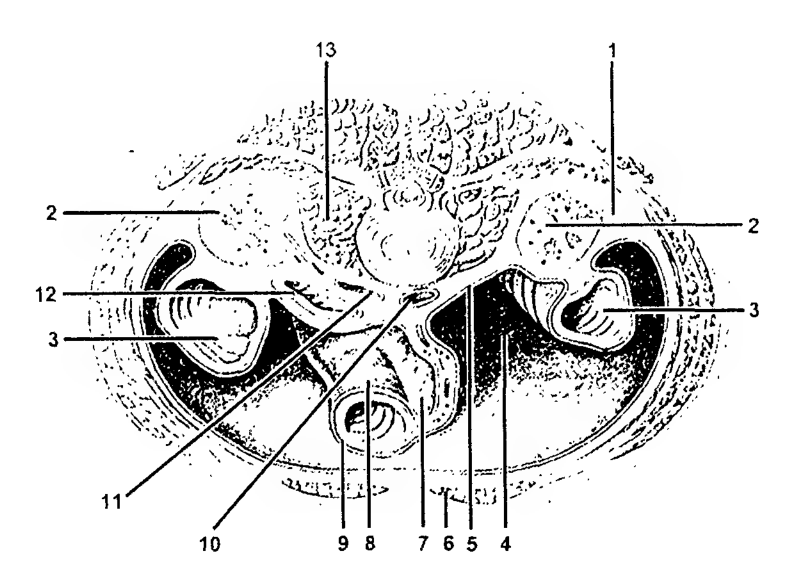


Рис. 178. *Горизонтальный (поперечный) распил туловища между телами II и III поясничных позвонков:*
1 – забрюшинное пространство; 2 – почка; 3 – ободочная кишка; 4 – брюшинная полость; 5 – париетальная брюшина; 6 – прямая мышца живота; 7 – брыжейка тонкой кишки; 8 – тонкая кишка; 9 – висцеральная брюшина; 10 – аорта; 11 – нижняя полая вена; 12 – двенадцатиперстная кишка; 13 – поясничная мышца (по Р.Д. Синельникову)

капилляров и смачивает брюшину, что облегчает движение органов и предотвращает их трение.

У женщин полость брюшины открытая – она сообщается с внешней средой через маточные трубы, полость матки и влагалище. У мужчин полость брюшины замкнута. Она увлажнена небольшим количеством серозной жидкости, что облегчает движение органов и предотвращает их трение.

Париетальная брюшина покрывает переднюю стенку брюшной полости, вверху переходит на нижнюю поверхность диафрагмы, а затем на заднюю и боковые стенки брюшной полости и на внутренние органы, а внизу – на стенки и органы полости таза.

На задней стенке брюшной полости брюшина покрывает органы, лежащие ретроперитонеально (забрюшинно),

и переходит на другие органы, лежащие мезо- и интраперитонеально.

Органы, покрытые брюшиной только с одной стороны (поджелудочная железа, большая часть двенадцатиперстной кишки, почки, надпочечники, ненаполненный мочевой пузырь, аорта, нижняя полая вена, другие сосуды, нервы и лимфатические узлы), лежат вне брюшины, забрюшинно *(ретро,* или *экстраперитонеально).* Другие органы покрыты брюшиной только с трех сторон и называются *мезоперитонеально* лежащими органами (восходящая и нисходящая ободочные кишки, средняя часть прямой кишки, наполненный мочевой пузырь, матка). Третья группа органов покрыта брюшиной со всех сторон и занимает *внутрибрюшинное, интраперитонеальное,* положение (желудок, тонкая кишка, слепая кишка с червеобразным отростком, который имеет собственную брыжейку, поперечная и сигмовидная ободочные кишки, начальный отдел прямой кишки, селезенка, печень). Два листка брюшины, которые идут от париетальной брюшины, покрывающей заднюю брюшную стенку, к интраперитонеально расположенному органу, образуют его брыжейку (например, брыжейки тонкой, поперечной ободочной, сигмовидной ободочной кишок). Между воротами печени, с одной стороны, малой кривизной желудка и верхней частью двенадцатиперстной кишки – с другой, образуется дупликатура (два листка) брюшины – *малый сальник.* Окутав желудок, оба листка брюшины спереди и сзади вновь сходятся у его большой кривизны и спускаются вниз впереди поперечной ободочной кишки и петель тонкой кишки. Дойдя до уровня пупка, а иногда и ниже, эти два листка брюшины загибаются кзади и поднимаются вверх позади нисходящих листков, а также впереди поперечной ободочной и петель тонкой кишки. Эта длинная складка, свисающая впереди поперечной ободочной кишки и петель тонкой кишки в виде фартука и образованная четырьмя листками брюшины, называется *большим сальником.* Между листками сальника находится жировая клетчатка.

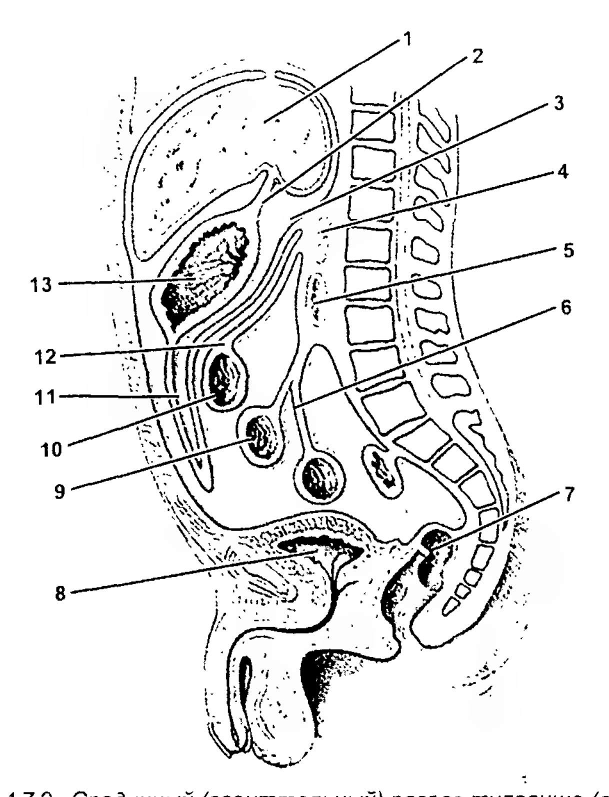


Рис. 179. *Срединный (сагиттальный) разрез туловища (схема). Отношение внутренних органов к брюшине:*

1 – печень; 2 – печеночно-желудочная связка; 3 – сальниковая сумка; 4 – поджелудочная железа; 5 – двенадцатиперстная кишка; 6 – брыжейка тонкой кишки; 7 – прямая кишка; 8 – мочевой пузырь; 9 – тонкая кишка; 10 – поперечная оболочка кишки; 11 – полость большого сальника; 12 – брыжейка поперечной ободочной кишки; 13 – желудок

В *полости малого таза* брюшина покрывает верхний и частично средний отделы прямой кишки, мочевые и половые органы. У мужчин брюшина переходит с передней поверхности прямой кишки на заднюю и верхнюю стенки мочевого пузыря и продолжается в париетальную брюшину, выстилающую сзади переднюю брюшную стенку (рис. 179). Между мочевым пузырем и прямой кишкой образуется *прямокишечно-пузырное углубление.*

У женщин брюшина с передней поверхности прямой кишки переходит на заднюю стенку верхней части влагалища, поднимается вверх, покрывая сзади, а затем спереди матку, и переходит на мочевой пузырь. Между маткой и прямой кишкой образуется *прямокишечно-маточное углубление (дугласово пространство)*, ограниченное по бокам прямокишечно-маточными складками. Между маткой и мочевым пузырем образуется *пузырно-маточное углубление.*

Брюшина новорожденного ребенка значительно тоньше, чем у взрослого человека, подбрюшинная жировая клетчатка развита слабо. Большой сальник тонкий, короткий, складки и ямки выражены слабо, по мере увеличения возраста ребенка они углубляются.

КРАТКИЙ ОЧЕРК РАЗВИТИЯ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ В ФИЛО- И ОНТОГЕНЕЗЕ

Пищеварительная система является одной из наиболее древних (в эволюционном развитии) систем. Пищеварительный мешок примитивно устроенных многоклеточных животных превращается в трубку (у червей), которая по мере прогрессирования организмов увеличивается в размерах, усложняется строение стенки, возникают расширения, петли, изгибы.

У позвоночных животных (включая человека) **эпителий и железы пищеварительной системы развиваются из эндотермы первичной кишки, остальные слои стенки – из вентральной несегментированной мезодермы. Эктодерма участвует лишь в развитии полости рта и конечного отдела прямой кишки.** Строение пищеварительной системы у различных видов животных связано с ее функцией. У некоторых рептилий в первичной ротовой полости обособляются полости рта и носа. У млекопитающих это разделение полное. В связи с характером питания челюсти появляются лишь у поперечноротых и осетровых рыб. Настоящие

зубы имеются у рыб и достигают высшей степени дифференцировки у млекопитающих. Губы возникают лишь у млекопитающих, у которых имеются мышцы губ. Собственная мускулатура языка появляется у амфибий, хотя у рыб язык уже имеется.

Длина пищеварительного тракта зависит от образа жизни животного и характера его питания. Так, например, у растительноядных млекопитающих строение желудка сложное, особенно у жвачных, у которых он делится на несколько отделов, функционально отличающихся друг от друга, а кишечник очень длинный.

У плотоядных кишечник короткий, а желудок представляет собой простое расширение пищеварительной трубки. Печень имеется у всех позвоночных животных. У ряда позвоночных, начиная с высших рыб, клоака разделяется на две обособленные части: прямую кишку и мочеполовой синус.

У зародыша человека после **20-го дня (на 3-й неделе)** кишечная энтодерма образует первичную кишку, которая начинается и заканчивается слепо. **На 4-й неделе** внутриутробной жизни первичная кишка располагается впереди хорды.

На 4-й неделе эмбрионального развития на головном конце зародыша появляется впячивание эктодермы – ротовая ямка, а на хвостовом – заднепроходная ямка. Ямки отделены от полости первичной кишки двухслойными перепонками: глоточной, которая прорывается на 4 – 5-й неделе, и заднепроходной, которая прорывается позже – в конце 5-й недели развития. В результате этого первичная кишка с двух сторон получает сообщения с внешней средой. В первичной кишке выделяют головную и туловищную части. Головная кишка, в свою очередь, делится на ротовую часть и глоточную кишку, туловищная – на переднюю, среднюю и заднюю кишки. Из ротовой части, выстланной эпителием эктодермального происхождения, образуется часть ротовой полости; из глоточной кишки, выстланной энтодермальным эпителием, формируются

глубокие отделы полости рта и глотка. Из **нередней кишки** формируются *пищевод, желудок* и *начальная часть двенадцатиперстной кишки,* **из средней** – *тонкая, слепая, восходящая и поперечная ободочные кишки, печень* и *поджелудочная железа,* из **задней кишки** – *нисходящая* и *сигмовидная ободочные, прямая кишки.* **Из сомато- и спланхноплевры** образуется *брюшина.*

На внутренних боковых стенках глоточной кишки появляются **пять первых жаберных карманов, между** которыми располагаются **висцеральные (жаберные) дуги:** первая – челюстная, вторая – подъязычная висцеральные дуги, третья, четвертая и пятая – собственно жаберные дуги. Из челюстной дуги вместе с прилежащими тканями образуются парные *верхнечелюстные* и *нижнечелюстные отростки,* которые ограничивают ротовую бухту снизу и с боков. Ее верхнюю границу составляет *лобный отросток,* который отходит от формирующегося основания черепа.

На 5 – 6-й неделе на лобном отростке появляются обонятельные ямки, будущие ноздри. В дальнейшем лобный отросток делится на срединный и боковые носовые отростки, из которых формируются наружный нос, перегородка носа и стенки носовой полости. В то же время верхнечелюстные отростки сближаются, срастаются с боковыми носовыми отростками, образуя верхнюю губу. На внутренней поверхности верхнечелюстных отростков возникают валики, которые растут навстречу друг другу, образуя нёбо. Из верхнечелюстных отростков формируются верхние челюсти, из нижнечелюстных – нижняя губа, нижняя челюсть и дно полости рта. Эктодерма, покрывающая края верхне- и нижнечелюстных отростков, дает начало зубам.

Из эпителия I жаберного кармана образуется эпителий слизистой оболочки барабанной полости и слуховой трубы, из II кармана – эпителий миндаликовой ямки, из III – IV карманов – тимус и паращитовидные железы. Щитовидная железа формируется из эпителия передней стенки глоточной кишки на границе между

I и II висцеральными дугами. Из висцеральных дуг формируются слуховые косточки и другие структуры. Из хряща I висцеральной дуги развиваются молоточек и наковальня, вокруг хрящевой части из мезенхимы – верхняя и нижняя челюсти. Из хряща II висцеральной дуги образуются малые рога подъязычной кости, стремя и шиловидный отросток; из III жаберной дуги – большие рога подъязычной кости. Из закладок на вентральной стенке глотки в области I – II жаберных дуг возникает язык. Из выроста эпителия вентральной стенки кишки, на границе между ее глоточной и туловищной частями формируются органы дыхания.

Уже **в конце первого месяца** развития можно различать первичную полость рта, глотку, пищевод, желудок и кишку. **На втором месяце** часть кишечной трубки интенсивно растет, образуя веретенообразное расширение – будущий желудок, который в дальнейшем изгибается и поворачивается вправо на 90°. В это же время видна кишечная (пупочная) петля, в которой различают нисходящее и восходящее колена, а от вершины отходит желточно-кишечный проток, соединяющий кишку с желточным мешком. Из нисходящего колена кишечной трубки образуется тонкая кишка, из восходящего – конечный отдел тонкой кишки, слепая, восходящая и поперечная ободочные кишки. Энтодерма стенки двенадцатиперстной кишки образует краниальное и каудальное выпячивания, из которых развиваются печень и желчный пузырь. Из ее вентрального и дорсального выпячивания в этой же области формируется поджелудочная железа. Развивающиеся печень и поджелудочная железа сохраняют связь с кишкой в дальнейшем при помощи будущего общего желчного протока и протока поджелудочной железы.

На протяжении **2 – 3-го месяцев** развития задняя кишка, находившаяся в срединной плоскости, смещается влево и вверх, а кишечная петля поворачивается на 270°, в результате этого зачаток слепой

кишки оказывается вверху справа (восходящее колено), а нисходящее колено кишечной петли обращено вниз. **Во второй половине внутриутробного развития** слепая кишка опускается в правую подвздошную ямку. Нисходящее колено тонкой кишки значительно удлиняется, в результате этого кишка многократно изгибается, образуя петли; последние смещают кверху развивающуюся поперечную ободочную кишку. Восходящая ободочная кишка располагается справа, прилегая к задней стенке брюшной полости, а поперечная ободочная ложится поперек. Это ведет к образованию правого изгиба ободочной кишки. Одновременно верхний отдел задней кишки перемещается влево, прирастает к задней стенке брюшной полости, образуя нисходящую ободочную кишку. Между ней и поперечной ободочной кишкой формируется левый изгиб ободочной кишки.

Складка дорсальной брыжейки желудка, продолжая расти, спускается от большой кривизны желудка книзу и располагается впереди от поперечной ободочной кишки и петель тонкой кишки. Это большой сальник. Задняя стенка его в верхнем отделе срастается с поперечной ободочной кишкой и ее брыжейкой. Полость позади желудка превращается в сальниковую сумку. Промежуток между двумя листками большого сальника после рождения зарастает.

➲ Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Какие оболочки выделяют у стенок полых внутренних органов? Назовите их отличительные особенности.

2. Какие части выделяют у зуба? Чем отличаются друг от друга различные виды зубов?

3. Назовите сроки прорезывания молочных и постоянных зубов.

4. Какие сосочки имеются на поверхности языка? Какие из них содержат вкусовые почки?

5. Назовите большие слюнные железы.

6. Чем обусловлены голод, аппетит и жажда? Дайте характеристику каждого из этих ощущений.

7. Опишите процессы пищеварения, происходящие в полости рта.

8. Дайте характеристики желез желудка. Каков состав желудочного сока и как он влияет на пищу?

9. На уровне каких позвонков располагаются входное и выходное отверстия желудка?

10. Назовите длину и толщину тонкой и толстой кишок у взрослых людей и у детей.

11. Какие анатомические образования можно увидеть на поверхности слизистой оболочки тонкой кишки на всем ее протяжении?

12. Чем отличается по своему строению толстая кишка от тонкой?

13. Какие капилляры расположены между трабекулами печеночной дольки, какие – внутри трабекулы между двумя рядами печеночных клеток?

14. Назовите размеры и объем желчного пузыря.

15. Опишите строение ворсинок и крипт.

16. Каковы функции тонкой кишки?

17. Назовите функции толстой кишки.

18. Опишите полостное и пристеночное пищеварение.

19. Как осуществляется всасывание продуктов пищеварения?

20. Охарактеризуйте брюшинную полость.

21. Что такое брюшина?

22. Какие органы расположены экстра-, мезо- и интраперитонеально?

23. Что представляет собой большой сальник?

24. Каков ход париетальной брюшины в малом тазу у мужчины и женщины?

ДЫХАТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

Дыхание – это процесс вентиляции легких и газообмена, сопровождающийся поглощением кислорода и выделением углекислого газа. Дыхательная система выполняет важнейшую функцию – газообмен, без которого невозможна жизнь, ибо превращение энергии в организме происходит в результате окислительного распада питательных веществ с участием кислорода. Удаление углекислого газа – одного из конечных продуктов дыхательного обмена – еще одна важнейшая функция газообмена. Перенос кислорода в организме включает следующие этапы: легочное (внешнее) дыхание – поступление кислорода в альвеолы *(легочная вентиляция)* и диффузия кислорода из альвеол в кровь капилляров малого круга; транспорт кислорода кровеносной системой; тканевое дыхание – диффузия кислорода из капилляров в ткани.

Удаление и выведение углекислого газа происходит в обратном порядке.

Полость носа, носовая часть глотки, гортань, трахея, бронхи различных калибров, включая бронхиолы, являются воздухоносными путями. В них воздух согревается, очищается от различных частиц и увлажняется. Альвеолярные ходы и альвеолы являются собственно респираторными отделами, в которых и происходит газообмен (рис. 180). У человека один из органов дыхательной системы – гортань – выполняет две функции: воздухоносную и голосообразовательную.

Нормальное дыхание происходит через полость носа, где расположен орган обоняния, который анализирует качество вдыхаемого воздуха. **Полость носа** выстлана изнутри слизистой оболочкой, которую можно разделить на две резко отличающиеся по строению и функции части: дыхательную и обонятельную. *Обонятельная область,* занимающая верхние носовые раковины и соответствующие ей части перегородки и задний отдел верхней стенки полости носа, покрыта

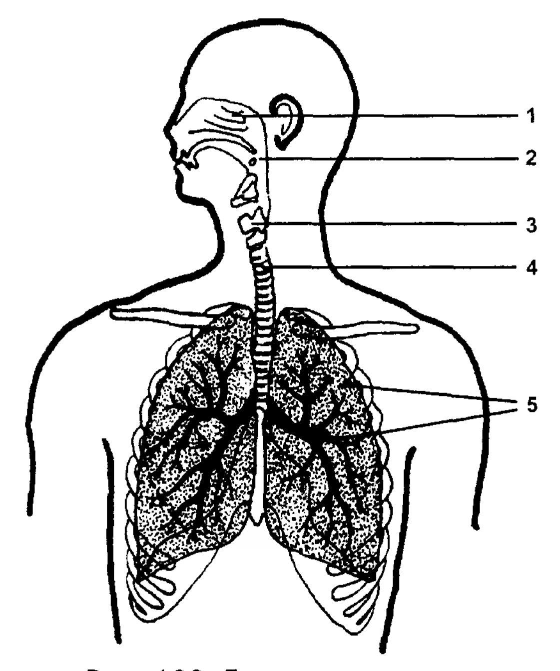


Рис. 180. *Дыхательная система:*
1 – полость носа; 2 – глотка; 3 – гортань; 4 – трахея;
5 – бронхиальное дерево и легкие

цилиндрическим эпителием, в состав которого входят специальные обонятельные нейросенсорные биполярные клетки, воспринимающие запахи. *Дыхательная область* покрыта цилиндрическим реснитчатым эпителием с большим количеством бокаловидных клеток, вырабатывающих слизь. Эпителий покрыт слизью, которая благодаря движению ресничек передвигается в направлении носоглотки, куда и удаляется слизь. В полость носа выделяется секрет многочисленных желез, которые в течение суток вырабатывают около 500 мл жидкости. Слизь не только обволакивает частицы, но и увлажняет вдыхаемый воздух. Слизистая оболочка носа выполняет еще одну функцию – она согревает воздух. Собственная пластинка слизистой оболочки и подслизистая основа очень богаты артериями и венами. Три носовые раковины увеличивают

общую поверхность полости носа. В области средней и нижней носовых раковин имеется пещеристая ткань, содержащая множество тонких вен, которые в обычных условиях находятся в спавшемся состоянии, при наполнении их кровью слизистая оболочка набухает. Воздух из полости носа поступает через хоаны в носовую, затем ротовую части глотки и в гортань. Строение глотки описано выше.

Гортань. Сложное строение гортани связано именно с голосообразованием. Устройство остальных воздухоносных путей гораздо более простое. Человеческая гортань – самый прекрасный музыкальный инструмент – расположена на уровне IV – VI шейных позвонков и связана с подъязычной костью. Вверху гортань переходит в полость глотки, внизу – в трахею. Снаружи ее положение заметно по выступу, называемому «кадыком» («адамово яблоко»), более развитому у мужчин и образованному соединением обеих пластинок щитовидного хряща.

Имеются значительные возрастные и половые особенности гортани. Рост и функция гортани связаны с развитием половых желез. У детей гортань расположена выше, чем у взрослых (нормальное положение устанавливается к 13 – 14 годам жизни), у стариков еще ниже; у женщин несколько выше, чем у мужчин, причем гортань мужчины в среднем на 1/3 больше женской. У новорожденного ребенка гортань относительно велика. В течение первых 4 – 5 лет жизни ребенка она растет несколько медленнее трахеи. После шести лет рост гортани замедляется, но перед наступлением половой зрелости у мальчиков рост ее быстро ускоряется и размеры стремительно увеличиваются. В это время изменяется голос мальчиков.

Скелет гортани образован несколькими подвижно соединенными между собой гиалиновыми и эластическими хрящами (рис. 181). Самый крупный из гортанных хрящей – гиалиновый *щитовидный*, в котором различают две четырехугольные пластинки, соединяющиеся между собой (упомянутый выступ гортани –

«адамово яблоко») под прямым (или почти прямым) углом у мужчин и тупым углом (около 120°) у женщин. От задних краев отходят две пары рогов – верхние и нижние. Наиболее важны в функциональном отношении гиалиновые *черпаловидные хрящи*, от основания которых вперед отходит голосовой отросток,

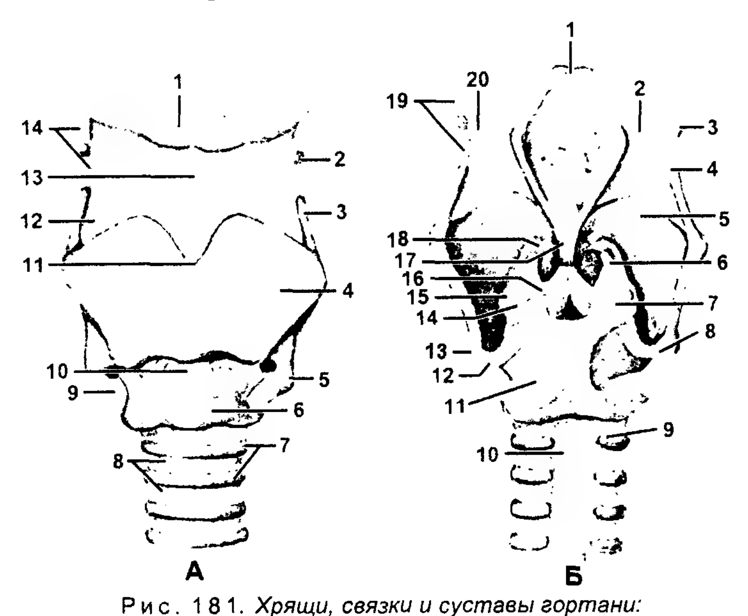


Рис. 181. *Хрящи, связки и суставы гортани:*
А – вид спереди: 1 – тело подъязычной кости; 2 – зерновидный хрящ; 3 – верхний рог щитовидного хряща; 4 – пластинка щитовидного хряща; 5 – нижний рог щитовидного хряща; 6 – дуга перстневидного хряща; 7 – хрящи трахеи; 8 – кольцевые связки; 9 – перстнещитовидный сустав; 10 – перстнещитовидная связка; 11 – верхняя щитовидная вырезка; 12 – щитоподъязычная мембрана; 13 – срединная щитоподъязычная связка; 14 – латеральная щитоподъязычная связка;
Б – вид сзади: 1 – надгортанник; 2 – большой рог подъязычной кости; 3 – зерновидный хрящ; 4 – верхний рог щитовидного хряща; 5 – пластинка щитовидного хряща; 6 – черпаловидный хрящ; 7 – правый перстнечерпаловидный сустав; 8 – правый перстнещитовидный сустав; 9 – хрящи трахеи; 10 – перепончатая стенка; 11 – пластинка перстневидного хряща; 12 – левый перстнещитовидный сустав; 13 – нижний рог щитовидного хряща; 14 – левый перстнечерпаловидный сустав; 15 – мышечный отросток черпаловидного хряща; 16 – голосовой отросток черпаловидного хряща; 17 – щитонадгортанная связка; 18 – рожковидный хрящ; 19 – латеральная щитоподъязычная связка; 20 – щитоподъязычная мембрана

состоящий из эластического хряща; назад и кнаружи – мышечный отросток. К последнему прикрепляются мышцы, двигающие черпаловидный хрящ в перстне-черпаловидном суставе. При этом изменяется положение голосового отростка, к которому прикрепляются голосовые связки. Сверху гортань покрыта *надгортанником*, состоящим из эластического хряща. Надгортанник расположен впереди входа в гортань и прикреплен к щитовидному хрящу с помощью щитонадгортанной связки. В основании гортани лежит гиалиновый *перстневидный хрящ*, его дуга обращена вперед, а пластинка – назад. Соединительнотканная связка соединяет нижний край хряща с первым хрящом трахеи.

Хрящи соединяются между собой посредством связок и суставов. Важнейший из них – *перстнечерпаловидный сустав* – расположен между основанием черпаловидного хряща и соответствующей поверхностью перстневидного. Черпаловидный хрящ в этом суставе вращается вокруг вертикальной оси, а также немного в стороны. *Перстнещитовидный сустав* образован суставными поверхностями нижних рогов щитовидного хряща и соответствующими площадками перстневидного. Правый и левый суставы объединяются в один комбинированный, в котором щитовидный хрящ наклоняется вперед, удаляясь своей вырезкой от пластинки перстневидного и черпаловидных хрящей, или выпрямляется, приближаясь к последним.

Полость гортани выстлана слизистой оболочкой, покрытой реснитчатым эпителием с большим количеством бокаловидных клеток, кроме голосовых связок, покрытых многослойным плоским неороговевающим эпителием. Передняя и верхняя части задней поверхности надгортанника также покрыты многослойным плоским неороговевающим эпителием, бóльшая часть задней – реснитчатым эпителием.

Под слизистой оболочкой гортани лежит фиброзно-эластическая мембрана. Часть ее, расположенная

между щитовидным, черпаловидным и перстневидным хрящами, называется *эластическим конусом*. От внутренней поверхности угла щитовидного хряща к голосовым отросткам черпаловидных хрящей идут более плотные края конуса, образующие *голосовые связки*, состоящие главным образом из эластических волокон. Голосовые складки образованы слизистой оболочкой, голосовой мышцей и описанной голосовой связкой.

Колебания голосовых связок при прохождении через них выдыхаемого воздуха и создают звук, который в зависимости от натяжения связок и ширины голосовой щели может меняться. Человек сознательно регулирует этот процесс. Несмотря на сходство в строении гортани человека и человекообразных обезьян, они не в состоянии этого делать, поэтому и не могут издавать музыкальных звуков. Лишь гиббоны способны воспроизводить звуки, напоминающие музыкальные. Следует подчеркнуть, что в гортани происходит лишь голосообразование. В членораздельной же речи принимают участие околоносовые пазухи, губы, язык, мягкое нёбо, мимические мышцы.

Изменение положения хрящей гортани, натяжение голосовых связок, ширина голосовой щели регулируется работой поперечнополосатых *мышц гортани*, которые регулируют ширину голосовой щели. Основная роль в этом принадлежит мышцам, начинающимся на перстневидном хряще и прикрепляющимся к мышечным отросткам черпаловидных.

Трахея, связанная с гортанью перстнетрахеальной связкой, начинается на уровне верхнего края VII шейного и заканчивается на уровне верхнего края V грудного позвонка, где и разделяется на два бронха, образуя бифуркацию. В просвете трахеи на месте бифуркации имеется полулунный выступ – *киль* (рис. 182). Начало трахеи у грудных детей лежит высоко, на уровне IV – V шейных позвонков, у взрослых – на уровне VI, у стариков опускается до VII шейного позвонка. У женщин

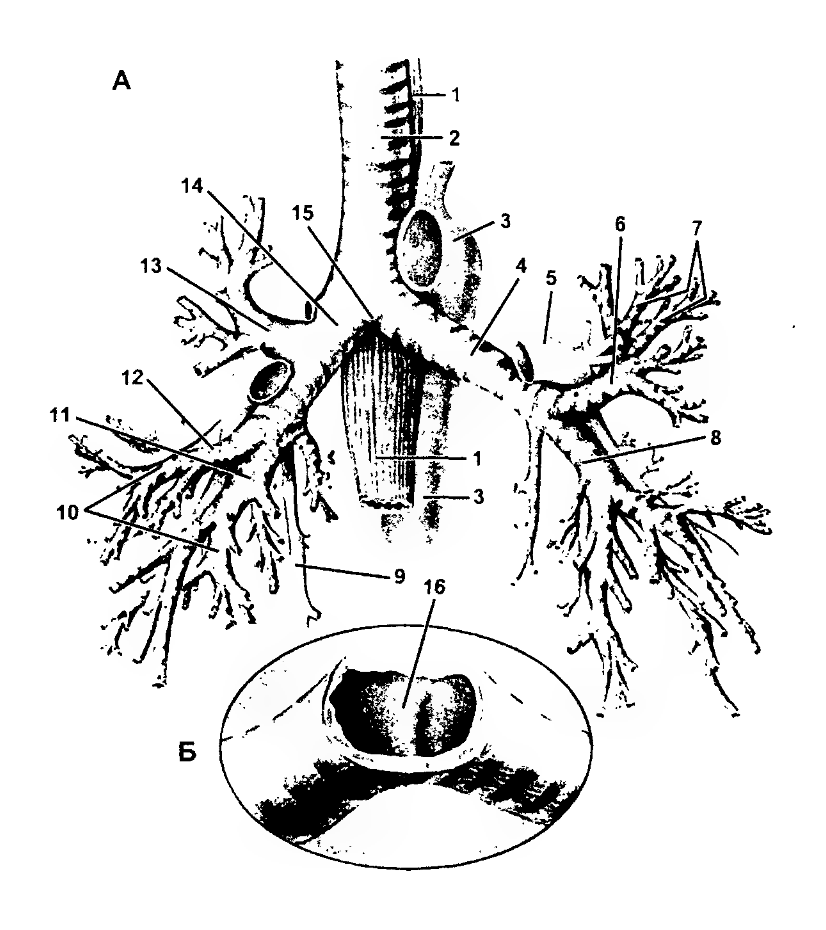


Рис. 182. *Трахея и бронхи:*

А – вид спереди: 1 – пищевод; 2 – трахея; 3 – аорта; 4 – левый главный бронх; 5 – левая легочная артерия; 6 – левый верхний долевой бронх; 7 – сегментарные бронхи верхней доли левого легкого; 8 – левый нижний долевой бронх; 9 – непарная вена; 10 – сегментарные бронхи нижней и средней долей правого легкого; 11 – правый нижний долевой бронх; 12 – правый средний долевой бронх; 13 – правый верхний долевой бронх, 14 – правый главный бронх; 15 – бифуркация трахеи; Б – область бифуркации трахеи; трахея удалена, виден киль трахеи (16)

начало трахеи лежит несколько выше, чем у мужчин. При глотании или движениях головы положение верхнего конца трахеи изменяется.

Стенка трахеи состоит из слизистой оболочки, подслизистой основы, волокнисто-мышечно-хрящевой и адвентициальной оболочек. *Слизистая оболочка* трахеи выстлана реснитчатым псевдомногослойным эпителием, содержащим большое количество бокаловидных клеток. *Волокнисто-мышечно-хрящевая оболочка* трахеи образована 16 – 20 гиалиновыми хрящами, каждый из которых представляет собой дугу, открытую кзади, занимающую приблизительно две трети окружности трахеи. Хрящи, покрытые надхрящницей, соединены между собой кольцевыми связками. Отсутствие хрящей на задней стенке весьма важно, благодаря этому пищевой комок, проходящий по пищеводу, лежащему непосредственно позади трахеи, не испытывает сопротивления с ее стороны. Вместе с тем трахея благодаря наличию в ее стенке хрящей, связанных плотной фиброзной тканью перепончатой части, очень упруга и эластична. Трахея противостоит значительному давлению извне, сохраняя просвет постоянно открытым, и может растягиваться, изменяя свои продольные и поперечные размеры. Трахея растет равномерно вместе с туловищем, однако наиболее интенсивно – в течение первого года жизни и в период полового созревания.

Бронхи. Бронхиальное дерево состоит из ветвящихся бронхов, просвет которых постепенно уменьшается. Главные бронхи обладают выраженной упругостью, которая, как и способность к сопротивлению, с возрастом увеличивается, у детей же хрящи тонкие, мягкие, эластичные и обладают малой упругостью.

Главные бронхи не делятся дихотомически, от них отходят *вторичные*, или *долевые*, бронхи. От правого – три: верхний, средний и нижний долевые, от левого – два: верхний и нижний долевые, делящиеся на более мелкие *третичные, или сегментарные, бронхи* (справа – 10, слева – 9), которые уже разделяются дихотомически.

При этом *площадь сечения вышележащего бронха меньше, чем сумма площадей сечений его ветвей*. Главные бронхи являются бронхами первого порядка, долевые – второго, а сегментарные – бронхами третьего порядка. В дальнейшем бронхи делятся на *субсегментарные* (первой, второй, третьей генерации – всего 9 – 10), *междольковые, внутридольковые* (рис. 183).

Бронхи выстланы цилиндрическим реснитчатым эпителием с большим количеством бокаловидных клеток. В собственной пластинке слизистой оболочки имеются непрерывные полоски эластической ткани, разветвляющиеся по мере ветвления бронхов. Строение главных бронхов во многом напоминает строение трахеи. Гиалиновые хрящи бронхов представляют собой дуги, открытые кзади, где концы их соединяются перепончатой частью. Хрящи соединяются между собой кольцевыми связками, аналогичными трахеальным.

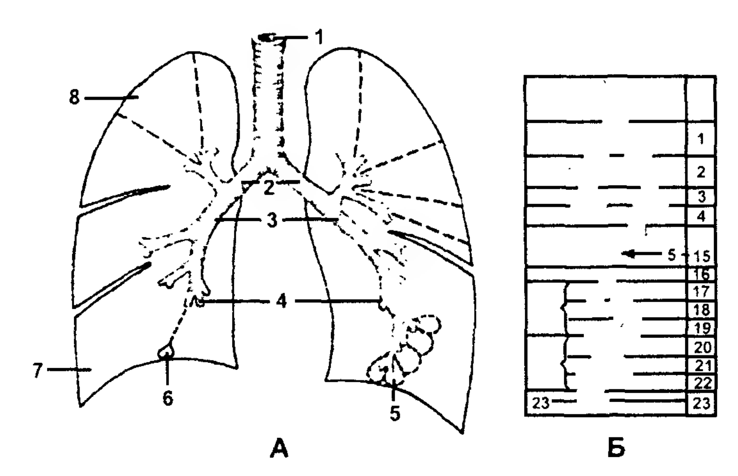


Рис. 183. *Ветвление бронхов в правом и левом легких:*
А – общий вид: 1 – трахея; 2 – главные бронхи; 3 – долевые бронхи; 4 – сегментарные бронхи; 5 – долька; 6 – ацинус; 7 – нижняя доля правого легкого; 8 – сегмент; Б – схема: 1, 2 – главные бронхи; 3, 4 – долевые и сегментарные бронхи; 5 – 15 – ветви сегментарных бронхов, дольковый бронх и его разветвления (не показаны); 16 – конечная бронхиола; 17 – 19 – дыхательные бронхиолы (три порядка ветвлений); 20 – 22 – альвеолярные ходы (три порядка ветвлений); 23 – альвеолярные мешочки

По мере уменьшения калибра бронха хрящи постепенно меняют форму, образуя вначале полукольца, затем хрящевые пластинки неодинаковой величины, которые совершенно исчезают в бронхиолах диаметром около 1 мм. В стенке главных бронхов мышечная ткань располагается так же, как и в трахее. В стенке внутрилегочных бронхов имеется круговой слой гладких мышечных волокон, располагающихся между слизистой оболочкой и хрящами. В мелких бронхах (диаметром до 1 – 2 мм) постепенно исчезают хрящевые пластинки и железы, а мышечная пластинка слизистой оболочки становится относительно более толстой.

Диаметр самых мелких разветвлений воздухопроводящих путей – *бронхиол* – от 0,5 до 1 мм. Имеется около 20 их генераций, последняя – *терминальные бронхиолы* – делится на 14 – 16 *дыхательных (респираторных*) бронхиол каждая. В стенках бронхиол, в отличие от бронхов, отсутствуют хрящи. Слизистая оболочка бронхиол выстлана однослойным реснитчатым эпителием, между клетками которого располагаются отдельные клетки Клара, которые, по современным данным, являются источником восстановления эпителия концевых бронхиол.

Легкие по форме напоминают конус с закругленной верхушкой, выступающей над первым ребром. Консистенция легкого мягкая, упругая, напоминает губку; благодаря содержащемуся воздуху легкие и их кусочки плавают в воде. Цвет легких у детей, особенно раннего возраста, бледно-розовый, у взрослых ткань постепенно темнеет, появляются черные пятна ближе к поверхности за счет частиц угля, которые откладываются в соединительнотканной основе легкого. На медиальной (средостенной) поверхности каждого легкого расположены *ворота легкого*, через которые проходят бронх, сосуды и нервы, окруженные соединительной тканью, образующие корень легкого. Каждое легкое разделяется глубокими щелями на доли: правое – на три, левое – на две. *Доли легких* – это отдельные,

до известной степени изолированные, обособленные анатомически и физиологически участки легкого с вентилирующим их бронхом и собственной сосудисто-нервной системой. Каждому сегментарному бронху соответствует бронхолегочный сегмент. *Сегмент* – участок легочной ткани, до известной степени изолированный в анатомическом и физиологическом отношении, имеющий свою сосудисто-нервную систему и вентилируемый сегментарным бронхом. Сегменты образованы легочными дольками (один сегмент достигает примерно 80 долек), разделенными междольковыми соединительнотканными перегородками. *Долька* представляет собой участок легочной ткани, вентилируемый претерминальной (дольковой) бронхиолой, сопровождаемой конечными ветвлениями легочных артериол и венул, лимфатических сосудов и нервов. В верхушку каждой дольки входит *претерминальная дольковая бронхиола*, которая разветвляется на 3 – 7 мельчайших *концевых (терминальных) бронхиол* диаметром около 0,5 – 0,15 мм каждая.

Функциональной единицей легкого является *ацинус* (рис. 184). *Это система разветвлений одной концевой бронхиолы, делящейся на 14 – 16 дыхательных (респираторных) бронхиол первого порядка, которые дихотомически делятся на респираторные бронхиолы второго порядка. Последние, в свою очередь, также дихотомически разветвляются на респираторные бронхиолы третьего порядка, образующие 2 – 3 генерации альвеолярных ходов*

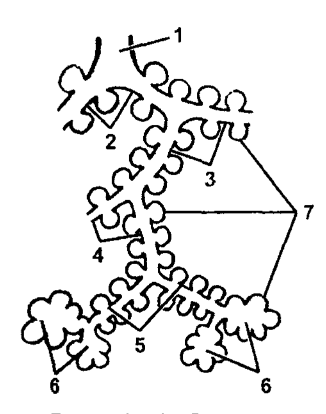


Рис. 184. *Строение ацинуса легкого:*
1 – терминальная бронхиола;
2 – дыхательная бронхиола первого порядка;
3 – дыхательная бронхиола второго порядка;
4 – дыхательная бронхиола третьего порядка;
5 – альвеолярные ходы;
6 – альвеолярные мешочки;
7 – альвеолы

(до 1500), несущих на себе до 20 000 альвеолярных мешочков и альвеол (О. Вейбель). В одной легочной дольке насчитывается около 50 ацинусов. Стенки терминальных и дыхательных бронхиол окружены густой сетью эластичных волокон и связаны с эластическими волокнами легочной паренхимы. Между спиральными пучками эластических волокон имеются пучки гладких мышечных клеток. Благодаря этому при вдохе бронхиолы не спадаются. Уже на стенках дыхательных бронхиол имеются бухтообразные выпячивания – альвеолы. Диаметр альвеолярных ходов около 100 мкм. Вход в каждую альвеолу альвеолярного хода окружен пучками гладких мышечных клеток. Следует особо подчеркнуть, что *альвеолы, альвеолярные мешочки и ходы являются не морфологическими структурами, а пространствами, содержащими воздух.*

Альвеолы напоминают пузырьки неправильной формы, они разделяются межальвеолярными перегородками толщиной 2 – 8 мкм. В каждой перегородке, обычно являющейся одновременно стенкой двух (иногда и более) альвеол, расположена густая сеть кровеносных капилляров, эластических, ретикулярных и коллагеновых волокон и клеток соединительной ткани. Форма альвеол многоугольная, вход в альвеолу округлый. Количество альвеол в обоих легких человека достигает 600 – 700 млн, а общая их поверхность колеблется в пределах от 40 м^2 при выдохе до 120 м^2 при вдохе. Диаметр альвеол новорожденного ребенка в среднем равен 150 мкм, взрослого – 280 мкм, в старости объем альвеол увеличивается за счет исчезновения некоторых межальвеолярных перегородок. Их диаметр достигает 300 – 350 мкм.

Альвеолы выстланы изнутри клетками двух типов: респираторными (дыхательными, чешуйчатыми) альвеолоцитами и большими (гранулярными) альвеолоцитами (рис. 185). Преобладают *дыхательные альвеолоциты*, которые выстилают около 87,5% поверхности альвеол. Это уплощенные клетки толщиной 0,1 – 0,2 мкм.

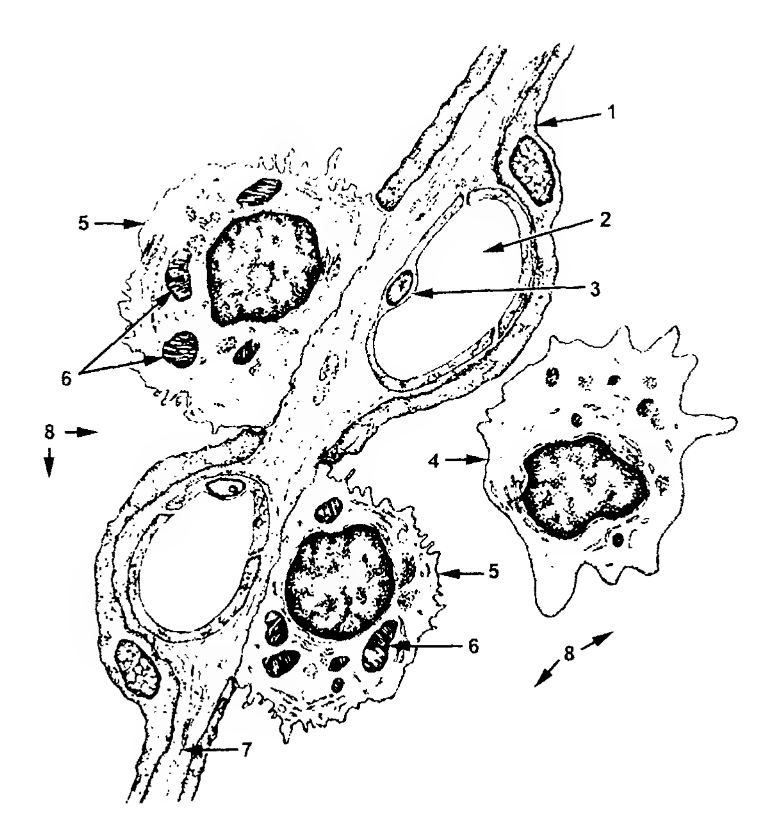


Рис. 185. *Строение межальвеолярной перегородки:*
1 – поверхностный альвеолоцит; 2 – просвет кровеносного капилляра; 3 – эндотелиальная клетка; 4 – альвеолярный макрофаг; 5 – большой альвеолоцит; 6 – осмиофильные тельца; 7 – эластическое волокно; 8 – просвет альвеол

Лишь в области залегания ядра, которое выбухает в просвет альвеолы, они утолщены. Такое строение в наибольшей степени способствует газообмену. *Большие (гранулярные) альвеолоциты* – крупные округлые клетки с большим округлым ядром, лежащие на базальной мембране и выступающие в просвет альвеолы. В каждой клетке находится от 2 до 10 окруженных мембраной слоистых округлых осмиофильных пластинчатых телец, богатых фосфолипидами. Тельца,

выделяющиеся из больших альвеолоцитов, по современным воззрениям вырабатывают основную часть сурфактанта – вещества липопротеиновой природы, выстилающего изнутри альвеолы в виде пленки. *Основная функция сурфактанта – поддержание поверхностного натяжения альвеолы, ее способности к раздуванию при вдохе и противодействие спадению при выдохе.* Особенно важна роль сурфактанта при первом вдохе у новорожденного ребенка. Сурфактант препятствует пропотеванию жидкости в просвет альвеол и обладает бактерицидностью. Обычно большие альвеолоциты располагаются группами по две-три клетки. Считается, что большие альвеолоциты являются также источником восстановления клеточной выстилки альвеол. В выстилке альвеол обнаруживается еще один вид клеток – *альвеолярные макрофаги*, имеющие моноцитарное происхождение, относящиеся к фагоцитарной системе и активно фагоцитирующие частицы и сурфактант. Макрофаги могут мигрировать в просвет альвеол и в ткань межальвеолярных перегородок.

Воздушно-кровяной барьер (аэрогематический), через который происходит газообмен, очень тонок (в среднем 0,2 – 0,5 мкм). Он образован тонкой (90 – 95 нм) цитоплазмой дыхательных альвеолоцитов, базальной мембраной, на которой они лежат, сливающейся с базальной мембраной кровеносных капилляров (толщина общей мембраны 90 – 100 нм), и цитоплазмой эндотелиоцитов (толщиной 20 – 30 нм), образующих стенку капилляра. Каждый капилляр граничит с одной или несколькими альвеолами.

Плевра. Подобно брюшине, плевра состоит из двух листков: париетального и висцерального. Висцеральный листок плотно срастается с легочной тканью, покрывает легкое со всех сторон, заходит в щели между его долями. Париетальная (пристеночная) плевра представляет собой сплошной листок, который срастается с внутренней поверхностью грудной полости и средостением,

образуя замкнутый мешок, содержащий легкое, покрытое висцеральной плеврой.

Полость плевры – узкая замкнутая щель между париетальной и висцеральной плеврой, в которой находится небольшое количество серозной жидкости, увлажняющей листки, тем самым облегчая их движение при дыхании. В тех участках, где реберная плевра переходит в диафрагмальную и медиастинальную, образуются плевральные синусы: реберно-диафрагмальный, диафрагмо-медиастинальный и реберно-медиастинальный.

Средостение. Между правой и левой плевральными полостями располагается комплекс органов, называемых средостением. Спереди оно ограничено грудиной, сзади – грудным отделом позвоночного столба, верхней границей является верхняя апертура грудной клетки, нижней – диафрагма. В средостении располагаются сердце, аорта, легочные артерии и вены, вилочковая железа, пищевод, трахея, главные бронхи, кровеносные и лимфатические сосуды, лимфатические узлы, симпатические стволы, нервы и др.

ФУНКЦИЯ ДЫХАТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ

Легочное дыхание осуществляется путем чередования вдоха, во время которого атмосферный воздух, насыщенный кислородом, поступает в альвеолы, и выдоха, при котором воздух, обогащенный углекислым газом, удаляется в окружающую среду.

Вдох осуществляется благодаря сокращению наружных межреберных мышц и диафрагмы. Это главные мышцы. Кроме них, участвуют и другие мышцы (грудино-ключично-сосцевидная, большая и малая грудные, и лестничные). В акте *выдоха* участвуют внутренние межреберные мышцы и диафрагма (главные), а также мышцы брюшного пресса. Мышцы воздействуют на реберно-позвоночные суставы, поднимая и опуская ребра. Диафрагма уплощается во время вдоха и поднимается

во время выдоха (куполы выдаются в грудную клетку). В зависимости от преобладания при дыхании поднятия ребер или уплощения диафрагмы различают грудной (реберный) и брюшной (диафрагмальный) тип дыхания. Первый тип преобладает у мужчин, второй у женщин. Однако с возрастом в связи с уменьшением подвижности грудной клетки увеличивается роль брюшного дыхания. Брюшное дыхание преобладает у работников физического труда, певцов. У беременных женщин по мере увеличения срока беременности возрастает роль грудного дыхания.

Дыхательные движения передаются от грудной клетки к легким через плевральную полость, в которой давление меняется. Так, перед вдохом давление в плевральной полости 756 мм рт. ст., а во время выдоха оно увеличивается до 758 мм рт. ст. Иными словами, давление в плевральной полости отрицательное (атмосферное давление 760 мм рт. ст.). Вместе с тем при нормальном вдохе давление снижается до 758 мм рт. ст., а при выдохе повышается до 762 мм рт. ст.

Легочная вентиляция меняется в зависимости от функционального состояния организма. Интенсивность легочной вентиляции определяется глубиной вдоха и частотой дыхательных движений. Для суждения о морфофункциональном состоянии дыхательной системы определяют ряд показателей. Одним из наиболее информативных показателей легочной вентиляции служит минутный объем воздуха (МОВ), который оценивается по объему воздуха, вдыхаемого или выдыхаемого за одну минуту. У взрослого здорового человека частота дыхания в покое составляет 12 – 16 дыхательных актов (вдох-выдох) в 1 мин, МОВ – 6 – 10 л $\times$ мин$^{-1}$, при работе он возрастает до 30 – 100 л $\times$ мин$^{-1}$. В течение жизни человек делает около 700 млн вдохов и выдыхает 300 – 350 млн л воздуха.

Дыхательный объем – количество воздуха, которое человек вдыхает и выдыхает при спокойном дыхании.

Резервный объем вдоха – количество воздуха, которое человек может дополнительно вдохнуть после нормального вдоха.

Резервный объем выдоха – количество воздуха, которое человек может дополнительно выдохнуть после спокойного выдоха.

Остаточный объем – количество воздуха, остающееся в легких после максимального выдоха.

Жизненная емкость легких (ЖЕЛ) – наибольшее количество воздуха, которое можно выдохнуть после максимального вдоха. ЖЕЛ складывается из дыхательного объема и резервных объемов вдоха и выдоха. ЖЕЛ – один из важнейших показателей, позволяющих судить о подвижности легких и грудной клетки. ЖЕЛ зависит от возраста, пола, физической активности, размеров тела и т. д. После 40 лет ЖЕЛ уменьшается тем больше, чем меньше физическая активность человека. Как правило, у женщин ЖЕЛ на 20 – 25% меньше, чем у мужчин. Так, например, у «среднего» взрослого здорового мужчины в возрасте 20 – 30 лет ЖЕЛ составляет 4,8 л, у женщины – 3,6 л; в возрасте 50 – 60 лет соответственно 3,8 и 3,0 л.

У молодого мужчины ЖЕЛ в норме можно определить по формуле: ЖЕЛ (л) = рост (м) – 2,5; у женщины ЖЕЛ (л) = рост (м) – 2,0.

Резерв вдоха – максимальное количество воздуха, которое можно вдохнуть после спокойного выдоха.

Функциональная остаточная емкость – количество воздуха, остающееся в легких после спокойного выдоха.

Общая емкость легких – количество воздуха, содержащееся в легких на высоте максимального вдоха. Общая емкость легких равна сумме ЖЕЛ и остаточного объема.

Легочные объемы можно измерить с помощью спирометра. Наиболее распространен водный спирометр, который представляет собой цилиндр, помещенный дном кверху в резервуар с водой. Воздух, попавший

в этот цилиндр, не сообщается с внешней средой, а сам цилиндр уравновешивается противовесом. Исследуемый берет в рот широкую трубку с загубником, которая соединена с пространством внутри цилиндра. Во время выдоха объем воздуха в цилиндре увеличивается, и он всплывает; при вдохе же цилиндр погружается. Эти перемещения могут быть измерены при помощи калиброванной шкалы или зарегистрированы посредством писчика на барабане кимографа (в последнем случае получают так называемую *спирограмму*). В настоящее время существует множество модификаций спирометра.

В табл. 35 представлены парциальное давление и концентрация газов в различных средах организма.

Альвеолярный воздух – это воздух, находящийся в альвеолах, он отличается от атмосферного по концентрации содержащихся в нем газов. В покое поглощение организмом «среднего» взрослого человека кислорода из альвеолярного воздуха составляет от 250 до 300 мл × мин$^{-1}$, а выделение углекислого газа – от 200 до 250 мл × мин$^{-1}$. Кислород в процессе диффузии проходит из просвета альвеолы в кровеносные капилляры через аэрогематический барьер, плазму крови и мембрану эритроцита. Общее расстояние не превышает 5 мкм. CO_2 диффундирует в обратном направлении. Диффузия осуществляется благодаря градиенту парциальных давлений O_2 и CO_2 в альвеолярном воздухе и в крови.

Гемоглобин (Hb) представляет собой хромопротеид, молекула которого состоит из четырех полипептидных

Таблица 35

Парциальное давление и концентрация газов в различных средах (мм рт. ст.)

Среда	O_2	CO_2
Вдыхаемый воздух	160 (21%)	0,3 (0,04%)
Выдыхаемый воздух	(16%)	(4,5%)
Альвеолы	105 (14%)	40 (5,5%)
Артериальная кровь	105	40
Венозная кровь	40	45
Клетки	40	45

цепей, в состав каждой из них входит *гем* – протопорфирин, в центре которого находится ион двухвалентного железа. Содержание Hb в крови здорового взрослого человека составляет в среднем 158 г/л у мужчин и 140 г/л у женщин. Однако этот показатель колеблется в зависимости от возраста, состояния здоровья, географических условий (высота над уровнем моря) и т. д. Уменьшение содержания Hb ниже 130 г/л (мужчины) и 120 г/л (женщины) называется *анемией* (*греч.* а, an – начальная часть слова со значением отрицания, haima – кровь). У здорового человека среднее содержание Hb в одном эритроците составляет около 31×10^{-12} г (31 пг).

Сразу после диффузии в эритроциты O_2 связывается с гемоглобином, в результате чего образуется *оксигемоглобин* (HbO_2), который диффундирует к центру эритроцита, при этом валентность железа не меняется. 1 г гемоглобина связывает 1,34 мл O_2, CO_2 в эритроцитах также связан с гемоглобином. CO_2 диффундирует из эритроцитов только после его освобождения из химической связи. Во время прохождения через легочные капилляры эритроциты захватывают кислород, и в них увеличивается напряжение O_2, в то же время напряжение CO_2 в крови снижается. Следует подчеркнуть, что у здорового человека напряжение дыхательных газов в крови становится практически таким же, как их парциальные давления в альвеолах (рис. 186).

Окись углерода (CO) обладает гораздо большим сродством к гемоглобину, чем кислород. $Hb + CO \Leftrightarrow HbCO$ (*карбоксигемоглобин*), распад которого происходит в 200 раз медленнее, чем оксигемоглобина. Hb, связанный с CO_2, называется *карбогемоглобином* ($HbCO_2$).

pH артериальной крови человека колеблется в узких пределах – от 7,37 до 7,43. В регуляции *кислотно-щелочного равновесия* участвует ряд механизмов: буферные свойства крови, газообмен в легких и выделительная функция почек.

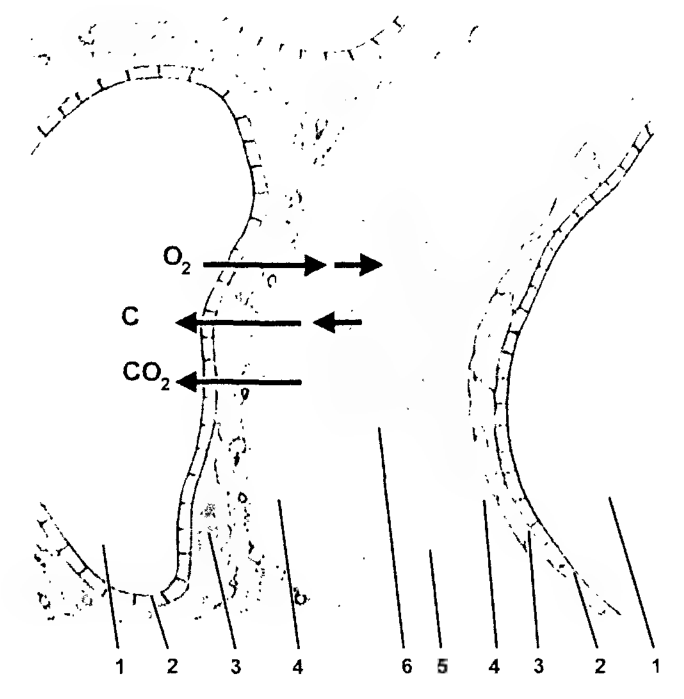


Рис. 186. *Аэрогематический барьер в легком:*
1 – просвет альвеол; 2 – сурфактант; 3 – альвеолоцит; 4 – эндотелиоцит; 5 – просвет капилляра; 6 – эритроцит в просвете капилляра;
стрелками показан путь кислорода и углекислого газа через аэрогематический барьер (между кровью и воздухом)

Буферные системы (*англ.* to buff – смягчать толчки) – это совокупность веществ, сохраняющих постоянство pH крови. В первую очередь к ним относится бикарбонатная система, которая состоит из относительно слабой угольной кислоты, образующейся при гидратации CO_2, и сопряженного основания – бикарбоната:

$$CO_2 + H_2O \Leftrightarrow H_2CO_3 \Leftrightarrow H^+ + HCO_3^-.$$

Эта система тесно связана с дыхательной, которая, поддерживая постоянное напряжение CO_2 в крови, обеспечивает высокое содержание буферных систем. Кроме того, буферную функцию выполняют

фосфатная система, белки плазмы, буферные основания.

Напряжение O_2 и CO_2 в артериальной крови является основным, конечным результатом внешнего дыхания. Сложная работа дыхательной системы призвана приспосабливать внешнее дыхание к постоянно меняющимся условиям внешней и внутренней среды организма. Эта деятельность регулируется нервной системой. *В продолговатом мозге расположены центры вдоха и выдоха*. Попеременные раздражения нейронов этих центров обусловливают ритмичные чередования вдоха и выдоха. К дыхательным центрам постоянно поступают сигналы о степени растяжения легких. Вдох и выдох запускаются по принципу отрицательной обратной связи.

Важную роль в регуляции дыхания (также по принципу обратной связи) играют pH артериальной крови, напряжение в ней CO_2 и O_2. Так, например, увеличение напряжения CO_2 в артериальной крови (*гиперкапния*) приводит к повышению минутного объема дыхания. Как правило, при этом возрастают как дыхательный объем, так и частота дыхательных движений. Если снижается pH артериальной крови по сравнению с нормальным уровнем, вентиляция легких увеличивается. Снижение напряжения O_2 в артериальной крови (*гипоксия*) сопровождается увеличением вентиляции легких. При этом газы крови и pH могут воздействовать на нейроны дыхательных центров как непосредственно, так и путем возбуждения особых рецепторов – хеморецепторов, которые расположены в стенках некоторых крупных сосудов (общей сонной артерии, дуги аорты).

Физическая активность приводит к увеличению вентиляции легких, т. к. сокращающиеся мышцы используют больше кислорода. Кроме того, на дыхательные центры действуют сильные температурные воздействия, температура тела, различные гормоны, боль.

КРАТКИЙ ОЧЕРК РАЗВИТИЯ ДЫХАТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ В ФИЛО- И ОНТОГЕНЕЗЕ

Структура органов дыхания зависит от условий, в которых живет тот или иной организм. У животных, обитающих в воде, формируются жабры – выросты слизистой оболочки глоточной кишки, снабженные густой сетью капилляров. Жабры расположены на жаберных дугах, между которыми имеются щели, сообщающие полость кишки с водной средой. У двоякодышащих рыб, кроме того, появляются воздушные (легочные) мешки. У животных, живущих на суше, имеются воздухоносные пути и легкие. Легочный тип дыхания более прогрессивный и эффективный по сравнению с жаберным, так как кислород поглощается кровью непосредственно из воздуха, а не из воды. Уже у амфибий появляются гортань, снабженная мышцами, трахея и зачатки бронхов. Легкие представляют собой удлиненные гладкостенные мешки, играющие также роль гидростатического аппарата. У бесхвостых амфибий стенки легочного мешка губчатые, выполняют дыхательную функцию. У рептилий развиты гортань, трахея и два бронха, в стенках последних имеются хрящи (неполные или полные кольца). В губчатых легких появляются внутрилегочные бронхи двух-трех порядков. Дыхательные пути у птиц состоят из нижней гортани, трахеи и бронхов. Их губчатые легкие пронизаны системой бронхов, соединенных между собой.

У млекопитающих гортань развита наиболее сложно, она является воздухоносной трубкой, а у высших – органом голосообразования, в ней появляется ряд новых хрящей: надгортанник, щитовидный хрящ, образуются голосовые связки. Гортань снабжена высокодифференцированными мышцами. Трахея и бронхи имеют хрящевой скелет. Легкие разделены на доли и покрыты со всех сторон плеврой. Внутрилегочные бронхи многократно ветвятся и заканчиваются бронхиолами с альвеолами.

Развитие наружного носа и полости носа связано с развитием костей черепа, полости рта и органов обоняния.

Гортань, трахея, бронхи – это выпячивание вентральной стенки глоточного отдела передней кишки, которое приобретает форму трубочки, расположенной спереди передней части туловищной кишки. **На 4-й неделе** нижний конец этого выроста делится на два асимметричных мешочка – закладка будущих легких. Из проксимального отдела выроста образуется эпителий слизистой оболочки гортани, из дистального – трахеи, из правого и левого асимметричных мешочков – эпителий бронхов и легких. Закладки легких в процессе роста **на 6-й неделе** внутриутробного развития достигают формирующейся грудной полости. **На 5-й неделе** цело́м, или вторичная полость тела, разделяется на две плевральные и одну перикардиальную полости, которые образующейся диафрагмой отделяются от брюшной полости. Из висцерального листка вентральной мезодермы – спланхноплевры, ограничивающей с медиальной стороны первичную полость тела, – образуется висцеральная плевра. Париетальный листок вентральной мезодермы – соматоплевра – дает начало париетальной плевре. Между обоими листками образуется полость плевры.

Таким образом, из энтодермы первичной кишки развиваются эпителий и железы гортани, трахеи, бронхиального дерева и альвеол. Мезенхима, окружающая растущие органы дыхания, преобразуется в соединительную ткань, хрящи, мышцы, сосуды и плевру. На 4-й неделе вокруг гортанно-трахеального выроста появляется утолщение мезенхимы, в которой уже можно различить закладки хрящей и мышц гортани. Хрящи гортани развиваются из II – III жаберных дуг. В толще складки слизистой оболочки, расположенной кпереди от входа в гортань, образуется надгортанник. Вслед за скелетом гортани формируются ее стенки, голосовые складки и складки преддверия, желудочки гортани. Мышцы гортани развиваются из общего мышечного

сфинктера, окружающего глоточную кишку, снаружи от хрящей. **На 5-й неделе** появляются зачатки долевых бронхов в виде трех выростов справа и двух – слева.

Первичные выросты («почки») делятся на вторичные, давая начало 10 сегментарным бронхам с каждой стороны, на концах которых появляются также делящиеся новые выпячивания. Это продолжается в течение 2 – 4-го месяцев развития, в результате чего формируется бронхиальное дерево. **С 4-го по 6-й месяц** внутриутробной жизни закладываются бронхиолы, а **с 6-го по 9-й** – альвеолярные ходы и альвеолярные мешочки. К моменту рождения ребенка ветвления бронхиального и альвеолярного дерева легких достигают 18 порядков.

➲ Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Назовите придаточные пазухи полости носа. В какой носовой ход каждая из них открывается?
2. Перечислите хрящи гортани. Какие из этих хрящей участвуют в образовании суставов гортани?
3. Назовите мышцы, напрягающие голосовые связки. Охарактеризуйте механизм действия этих мышц.
4. Сколько хрящевых полуколец имеют трахея и главные бронхи?
5. Перечислите сегменты правого и левого легкого.
6. Какие структурные элементы входят в состав легочного ацинуса?
7. Из каких образований построен аэрогематический барьер?
8. Перечислите части париетальной плевры, назовите плевральные синусы.
9. Назовите мышцы, осуществляющие вдох и выдох.
10. Назовите основные структуры, образующие аэрогематический барьер, и расскажите о газообмене.
11. Охарактеризуйте жизненную емкость легких.

МОЧЕПОЛОВОЙ АППАРАТ

Мочеполовой аппарат объединяет две системы органов, анатомически и физиологически различных, однако тесно связанных между собой топографически и по своему происхождению.

МОЧЕВЫЕ ОРГАНЫ

Почка человека и других млекопитающих имеет бобовидную форму с закругленными верхним и нижним полюсами (рис. 187). Масса почки – 120 – 200 г. На вогнутом медиальном крае почки находится углубление – почечные ворота, которые ведут в небольшую *почечную пазуху*. Это место расположения нервов, кровеносных сосудов, почечной лоханки, чашек, начала мочеточника и жировой ткани. Почки прилежат к задней стенке брюшной полости и расположены вне брюшины.

После удаления содержимого пазухи, на внутренней поверхности почечной пазухи можно различить *почечные сосочки*. Число их колеблется от 5 до 15 (чаще 7 или 8). На вершине

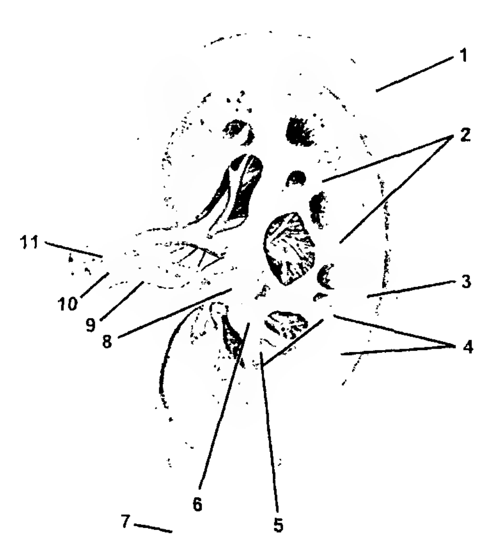


Рис. 187. *Правая почка. Фронтальный (продольный) разрез. Вид сзади:*
1 – капсула почки;
2 – почечные столбы;
3 – корковое вещество; 4 – мозговое вещество (пирамиды); 5 – малые почечные чашки (вскрыты); 6 – большая почечная чашка;
7 – мочеточник;
8 – почечная лоханка;
9 – нерв; 10 – почечная артерия; 11 – почечная вена

каждого сосочка – от 10 до 20 и более сосочковых отверстий, с трудом различаемых невооруженным глазом. Это устья мочевых канальцев, выразительно названных старыми анатомами почечным, или «благословенным» ситом, в настоящее время называемых решетчатым полем. Каждый сосочек обращен внутрь полости *малой почечной чашки*. Иногда в одну чашку обращены два или три сосочка, соединенных вместе; количество малых чашек чаще всего 7 – 8. Несколько малых образуют одну *большую чашку*, которых у человека 2 – 3. Большие чашки, сливаясь друг с другом, образуют одну общую полость – *почечную лоханку*, которая, постепенно суживаясь, переходит в *мочеточник*.

На фронтальном разрезе почки различают наружное, более светлое корковое и внутреннее, более темное мозговое вещество. На свежих препаратах в *корковом веществе* видны две части: свернутая – мелкие зерна и красные точки, представляющие собой почечные тельца, а также радиальная исчерченность (лучистая часть) – это отростки мозгового вещества, проникающие в корковое. У человека *мозговое вещество* расположено в виде 7 – 10 пирамид, исчерченных продольно благодаря наличию канальцев. Основание каждой пирамиды направлено к поверхности почки, а почечный сосочек – к лоханке. Между пирамидами заходят прослойки коркового вещества, это почечные столбы. Одна пирамида с прилежащим участком коркового вещества образует одну почечную долю.

Невозможно понять строение и функцию почек, не зная их микроскопической структуры. Основной морфологической и функциональной единицей строения почки является **нефрон** (рис. 188). Нефрон – это почечное тельце и система канальцев, длина которых в каждом нефроне 50 – 55 мм, а всех нефронов – около 100 км. В каждой почке более 1 млн нефронов, которые функционально связаны с кровеносными сосудами.

Понимание структуры и функции почки невозможно без знания особенностей ее кровоснабжения. Почечная артерия – сосуд крупного калибра, она является

ветвью брюшной аорты. В течение суток через почки человека проходит около 1500 – 1700 л крови. Вступив в ворота почки, артерия делится на две ветви, которые последовательно разветвляются на все более мелкие сосуды. В корковое вещество отходят многочисленные междольковые артерии, направленные перпендикулярно коре почки. От каждой междольковой артерии отходит большое количество приносящих артериол клубочков;

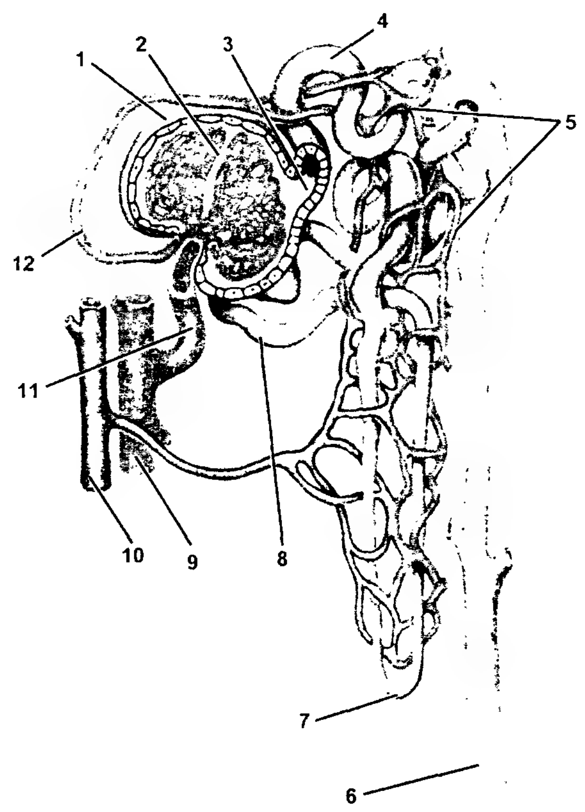


Рис. 188. *Строение и кровоснабжение нефрона (схема):*
1 – капсула клубочка (Шумлянского – Боумена); 2 – клубочек почечного тельца; 3 – просвет капсулы клубочка; 4 – проксимальная часть канальца нефрона; 5 – кровеносные капилляры; 6 – собирательная трубочка; 7 – петля нефрона; 8 – дистальная часть канальца нефрона; 9 – артерия; 10 – вена; 11 – приносящая клубочковая артериола; 12 – выносящая клубочковая артериола

последние распадаются на клубочковые кровеносные капилляры («чудесная сеть» – сосудистый клубочек почечного тельца), извиваются и переходят в артериальные выносящие сосуды, которые вновь распадаются на капилляры, питающие канальцы. Из вторичной капиллярной сети кровь оттекает в венулы, продолжающиеся в междольковые вены, впадающие затем в дуговые и далее в междолевые вены. Последние, сливаясь, образуют почечную вену. Мозговое вещество питается кровью, которая, в основном, не прошла через клубочки, а значит, не очистилась от шлаков. *В почках имеются две системы капилляров: одна из них (типичная) лежит на пути между артериями и венами, другая – сосудистый клубочек – соединяет два артериальных сосуда.*

Нефрон. Мальпигиево тельце образовано «чудесной сетью», окруженной капсулой клубочка. *Капсула клубочка* имеет форму двустенной чаши. Кровь, текущая в капиллярах клубочка, отделена от полости канальца лишь двумя слоями клеток – капиллярной стенкой (цитоплазма окончатых эндотелиоцитов, образующих стенку капилляров, имеет множество пор и напоминает сито) и интимно сросшимся с ней эпителием внутренней части капсулы. Из крови в просвет капсулы через этот барьер и поступают вещества мочи. Внутренняя часть капсулы образована эпителиальными клетками – подоцитами, напоминающими спрутов. Это крупные клетки неправильной формы, имеющие несколько больших широких отростков (цитотрабекулы), от которых отходит множество мелких отростков – цитоподий. Щели, разделяющие цитоподии, соединяются с просветом капсулы. В течение суток в просвет капсул фильтруется около 100 л первичной мочи. Ее путь таков: кровь → эндотелий капилляров → базальная мембрана, лежащая между эндотелиальными клетками и отростками подоцитов → щели между цитоподиями → полость капсулы.

Из полости капсулы моча поступает в *проксимальный отдел канальца нефрона* длиной около 14 мм

и диаметром 50 – 60 мкм, образованный одним слоем высоких цилиндрических каемчатых клеток, на апикальной поверхности которых имеется щеточная каемка, состоящая из множества микроворсинок. Около 85% натрия и воды, а также белок, глюкоза, аминокислоты, кальций, фосфор из первичной мочи всасываются именно в проксимальных отделах. Проксимальный отдел переходит в тонкую нисходящую часть *петли Генле* (около 15 мкм в диаметре). Через выстилающие ее плоские клетки всасывается вода; восходящая часть – толстая (диаметр около 30 мкм), в ней происходит дальнейшая потеря натрия и накопление воды.

В коротком *дистальном отделе* происходит дальнейшее выделение натрия в тканевую жидкость и всасывание большого количества воды. Процесс всасывания воды продолжается и в собирательных трубочках. Всасывание воды в дистальной части и собирательных трубочках регулируется антидиуретическим гормоном задней доли гипофиза. В результате этого количество окончательной мочи по сравнению с количеством первичной резко уменьшается (до 1,5 л в сутки), в то же время возрастает концентрация веществ, не подвергающихся обратному всасыванию.

Корковое вещество составляют почечные тельца и дистальные отделы нефронов. Мозговые лучи и мозговое вещество образованы прямыми канальцами, мозговые лучи – нисходящими и восходящими отделами петель корковых нефронов и начальными отделами собирательных трубочек; а мозговое вещество почки – нисходящими и восходящими отделами и коленами петель нефронов, конечными отделами собирательных трубочек и сосочковыми протоками.

Почки являются не только органами выделения, но и своеобразной железой внутренней секреции. Между приносящей и выносящей артериолами клубочка в зоне перехода восходящего колена петли Генле в дистальный отдел находится участок, называемый плотным пятном. В стенке канальца обнаруживается скопление множеств

ядер. В участках стенок приносящей и реже выносящей артериол, прилежащих к плотному пятну, под эндотелиальными клетками находятся особые, богатые гранулами юкстагломерулярные клетки, которые вырабатывают белок – ренин, участвующий в регуляции кровяного давления, а также почечный эритропоэтический фактор, который стимулирует образование эритроцитов.

Моча из сосочковых отверстий поступает в малые, затем в большие почечные чашки и лоханку, переходящую в мочеточник. Стенки почечных чашек, лоханки, мочеточников и мочевого пузыря в основном построены одинаково: они состоят из слизистой оболочки, покрытой переходным эпителием, мышечной и адвентициальной оболочек.

Мочеточники человека – цилиндрические трубки диаметром 6 – 8 мм располагаются забрюшинно. Длина мочеточника взрослого достигает 25 – 30 см, новорожденного – 5 – 7 см. Они растут быстро, и в течение первых двух лет их длина удваивается. У человека (как и у других млекопитающих) мочеточники входят в мочевой пузырь, косо прободая его стенку. Моча передвигается по мочеточникам благодаря ритмическим перистальтическим сокращениям его толстой мышечной оболочки, которая у детей развита слабо. Слизистая оболочка мочеточника складчатая (поэтому его просвет на поперечном разрезе имеет звездчатую форму) и выстлана переходным эпителием.

Мочевой пузырь взрослого человека лежит позади лобкового симфиза. У новорожденных и детей первого года жизни его емкость не превышает 50 – 80 см^3, у взрослого – до 1 л. Основу стенки пузыря составляют гладкие мышцы, которые располагаются в три слоя, переплетающихся между собой, что способствует равномерному сокращению его стенок при мочеиспускании. Наиболее развит круговой слой, который в области внутреннего отверстия мочеиспускательного канала образует сжиматель мочевого пузыря. Кроме него, у человека имеется поперечнополосатый наружный сжиматель мочеиспускательного канала.

Слизистая оболочка при пустом пузыре складчатая, лежит на хорошо развитой подслизистой основе. Слизистая оболочка выстлана переходным эпителием. Клетки его поверхностного слоя в пустом мочевом пузыре округлые, при наполнении пузыря и растяжении стенки они уплощаются и истончаются. Однако эпителий остается непроницаемым для мочи и надежно предохраняет мочевой пузырь от ее всасывания. В нижней части пузыря расположено внутреннее отверстие мочеиспускательного канала. Волокна внутреннего мышечного слоя окружают устья мочеточников.

Моча накапливается в мочевом пузыре со скоростью около 50 мл в 1 ч. Первые короткие позывы к мочеиспусканию появляются при накоплении в пузыре 150 – 250 мл мочи, после накопления 250 – 500 мл начинается его опорожнение. При наполненном пузыре возбуждаются рецепторы растяжения, лежащие в его стенке. Это приводит к активации парасимпатических крестцовых нейтронов, иннервирующих гладкие мышцы пузыря, они сокращаются, а под влиянием симпатических (внутренний сфинктер) и соматических (наружный сфинктер) импульсов они расслабляются. Сокращение мышц брюшного пресса также способствует увеличению давления внутри пузыря.

Способность контролировать мочеиспускание появляется в конце первого года жизни и закрепляется в течение второго, приобретая устойчивый характер к концу второго года.

Мочеиспускательный канал женщины представляет собой короткую щелевидную трубку длиной 3 – 6 см, которая расположена позади лобкового симфиза. Гладкие мышечные волокна стенки образуют два слоя. Наружное отверстие находится в преддверии влагалища, впереди и выше отверстия последнего и окружено поперечнополосатым наружным сфинктером.

Мужской мочеиспускательный канал будет описан в дальнейшем в разделе «Мужские половые органы».

ФУНКЦИЯ ПОЧЕК

Почки очищают кровь от многих вредных веществ и некоторых необходимых для жизнедеятельности организма. Так, например, с мочой выводятся конечные продукты обмена (мочевина, мочевая кислота, креатинин), многие лекарства, ионы натрия, кальция, неорганический фосфат, вода. Почки участвуют в поддержании кислотно-щелочного, водного и электролитного состава, осмотического давления, постоянства ионного состава и pH внутренней среды организма. Иными словами, почки поддерживают относительное постоянство состава крови и жидкостей организма. Сказанное иллюстрирует табл. 36.

На деятельность почек влияют гормоны коры надпочечников (минералокортикоиды и глюкокортикоиды); антидиуретический гормон (вазопрессин), выделяемый клетками гипоталамуса, он усиливает обратное всасывание воды из первичной мочи в канальцах нефрона; гормон паращитовидных желез и тиреокальцитонин.

Многие факторы влияют на мочеобразование и мочевыделение: количество выпитой жидкости, содержание в пище поваренной соли, температура окружающей среды, потоотделение, физическая активность. Чай, особенно зеленый, стимулирует образование мочи и ее выделение, способствует улучшению функции почек, предотвращает возникновение конкрементов.

Таблица 36

Содержание некоторых веществ в плазме и моче
(по О. Гарту)

Вещество	Содержание, ммол/л	
	плазма	моча
Na^+	142	128
K^+	4,5	54
Cl^-	103	134
Глюкоза	5	Следы
Мочевина	4,5	292
Мочевая кислота	0,27	3,2
Креатинин	0,075	12

➲ Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Назовите функции почек.

2. Опишите строение нефрона и укажите, какие процессы происходят в каждом его отделе.

3. Что такое первичная и вторичная моча и в чем их различие?

4. Какую функцию выполняют мочеточники и мочевой пузырь?

5. Как происходит мочеиспускание?

ПОЛОВАЯ СИСТЕМА

МУЖСКИЕ ПОЛОВЫЕ ОРГАНЫ

Мужские половые органы состоят из половой железы – яичка с его оболочками и придатками, расположенными в мошонке, семявыносящих путей, вспомогательных половых желез и полового члена (рис. 189).

Внутренние мужские половые органы

Мужские половые железы человека (**яички**) выполняют две важнейшие функции: в них образуются сперматозоиды и половые гормоны, влияющие на развитие первичных и вторичных половых признаков. Железа яйцевидной формы, плотная, размерами около 3 × 4 × 2 см. До периода полового созревания яички и придатки развиваются медленно, затем рост их резко ускоряется. Так, у новорожденного мальчика масса яичка около 0,2 г, у годовалого – 1, в 14 лет – 2, в 15 – 16 лет – 8, а у взрослого – 15 – 25 г.

Яичко покрыто плотной соединительнотканной белочной оболочкой. От нее внутрь органа радиально отходят перегородочки, которые своими противоположными краями прикрепляются к утолщению оболочки в области заднего края яичка – средостению. Перегородочки

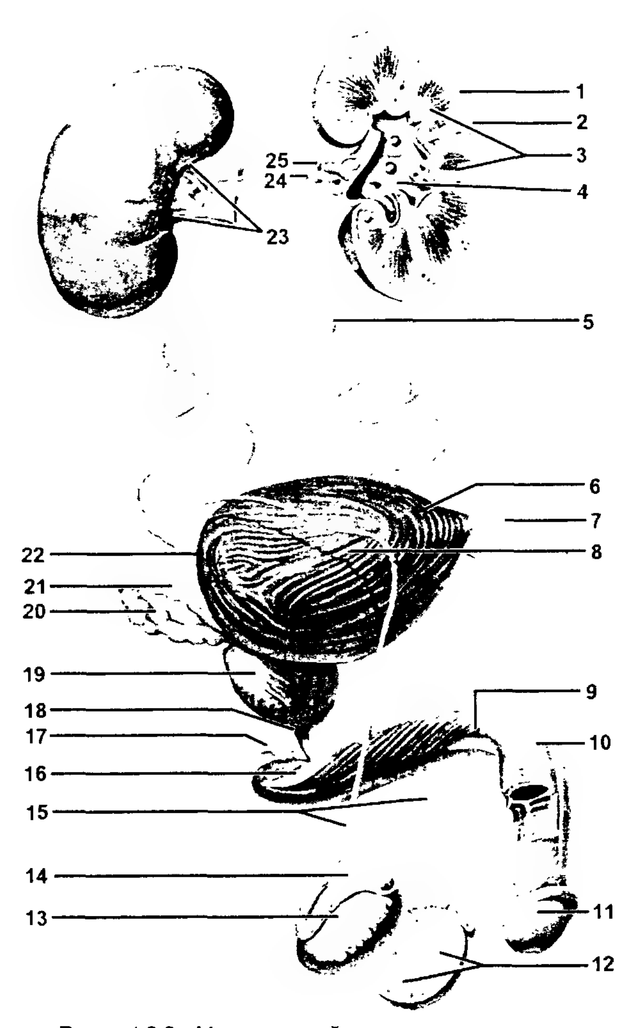


Рис. 189. *Мочеполовой аппарат мужчины:*
1 – почка; 2 – корковое вещество почки; 3 – почечные пирамиды; 4 – почечная лоханка; 5 – мочеточник; 6 – верхушка мочевого пузыря; 7 – срединная пупочная связка; 8 – тело мочевого пузыря; 9 – тело полового члена; 10 – спинка полового члена; 11 – головка полового члена; 12 – дольки яичка; 13 – яичко; 14 – придаток яичка; 15 – семявыносящие протоки; 16 – корень полового члена; 17 – бульбоуретральная железа; 18 – перепончатая часть мочеиспускательного канала; 19 – предстательная железа; 20 – семенной пузырек; 21 – ампула семявыносящего протока; 22 – дно мочевого пузыря; 23 – почечные ворота; 24 – почечная артерия; 25 – почечная вена

делят яичко на множество долек (100 – 300), в которых располагается по одному-два *извитых семенных канальца*. Длина каждого канальца 50 – 80 см. Общая длина всех канальцев одного яичка достигает 300 – 400 м. У половозрелого мужчины стенка извитого семенного канальца яичка выстлана слоем сперматогенного эпителия, лежащего на базальной мембране. Эпителиосперматогенный слой состоит из сперматогенных клеток, находящихся на разных стадиях развития, и поддерживающих эпителиоцитов (сустентоцитов, или клеток Сертоли). Соседние клетки Сертоли соединены между собой плотными контактами, благодаря чему сперматогенные клетки располагаются в двух ярусах. В наружном базальном слое залегают сперматогонии. Близкое расположение их возле кровеносных капилляров обеспечивает благоприятное поступление питательных веществ. Во внутреннем адлюминальном слое находятся сперматоциты, сперматиды и сперматозоиды. Клетки Сертоли выполняют трофическую функцию по отношению к сперматогенным элементам адлюминального слоя и могут выполнять функции фагоцитов. Клетки Сертоли вместе с другими структурами стенки канальца формируют гематотестикулярный барьер. Гематотестикулярный барьер, препятствующий проникновению токсических веществ и антител из крови к сперматогенному эпителию, способствует сохранению микроокружения развивающихся клеток. Являясь микроокружением сперматогенных клеток, клетки Сертоли участвуют в сперматогенезе. Под влиянием фолликулостимулирующего гормона гипофиза клетки Сертоли синтезируют андрогенсвязывающий белок (АСБ), который переносит мужские половые гормоны к сперматогенным клеткам. Периодически контакты гематотестикулярного барьера открываются, пропуская дифференцирующие клетки в адлюминальную область.

Вблизи средостения канальцы постепенно выпрямляются, переходят в прямые и впадают в сеть яичка,

расположенную в средостении. Канальцы сети открываются в 15 – 20 выносящих канальцев яичка, которые прободают его белочную оболочку и, извиваясь, входят в его придаток (рис. 190). В извитых семенных канальцах постоянно происходит образование огромного количества мужских половых клеток – сперматозоидов.

У здорового взрослого мужчины в 1 мл^3 спермы содержится около 100 млн сперматозоидов, а во время одного семяизвержения выделяется 300 – 400 млн.

Сперматозоид человека имеет головку, шейку и хвост (рис. 191). Головка яйцевидной формы содержит ядро, обладающее, как и ядро яйцеклетки, одним (гаплоидным) набором хромосом (23 хромосомы). На переднем полюсе головки под плазматической мембраной расположена акросома. Содержащиеся в ней ферменты при оплодотворении растворяют плотную оболочку яйцеклетки и способствуют проникновению сперматозоида в яйцеклетку. В шейке сперматозоида расположено множество митохондрий, обеспечивающих сперматозоид энергией для движения.

В яичке имеется еще одна разновидность клеток – *интерстициальные эндокриноциты* (клетки Лейдига).

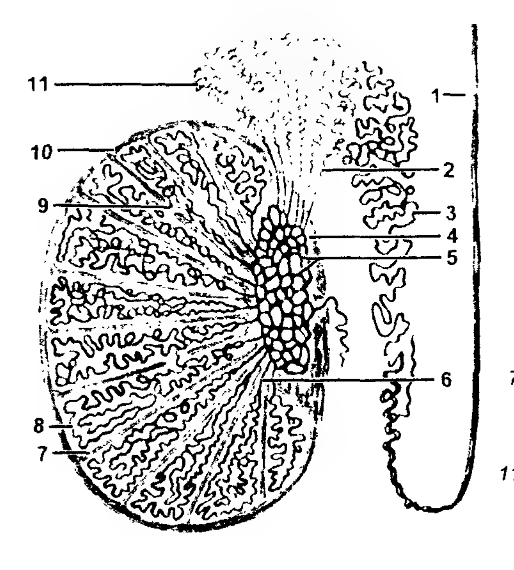
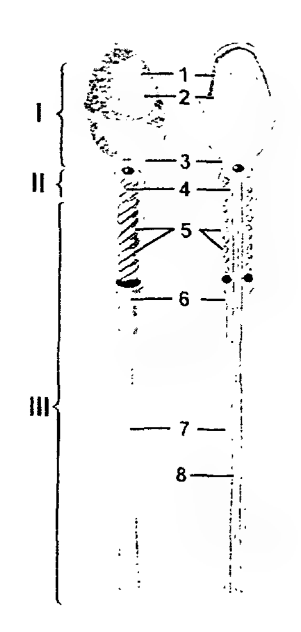


Рис. 190. *Схема строения яичка и его придатка:*
1 – семявыносящий проток; 2 – выносящие канальцы яичка; 3 – проток придатка; 4 – средостение яичка; 5 – сеть яичка; 6 – прямые семенные канальцы; 7 – 9 – сообщения между семенными канальцами различных долек; 10 – белочная оболочка; 11 – долька придатка яичка (по И. В. Алмазову и Л. С. Сутулову)

Рис. 191. *Строение сперматозоида:*
I – головка; II – шейка; III – хвост;
1 – оболочка; 2 – акросома; 3 – ядро;
4 – проксимальная центриоль;
5 – митохондрии; 6 – дистальная
центриоль; 7 – оболочка хвоста;
8 – осевая нить (по В. Г. Елисееву и соавт.)



Это крупные клетки, которые располагаются между семенными канальцами вблизи капилляров. В настоящее время считают, что клетки Лейдига активно синтезируют мужской половой гормон – тестостерон (андроген), который оказывает разностороннее действие на различные чувствительные к нему клетки мужского организма, стимулируя их рост и функциональную активность. К ним относятся клетки простаты, семенных пузырьков, желез крайней плоти, почек, кожи и др. Под влиянием андрогенов во внутриутробном периоде происходит дифференцировка и последующее развитие половых органов, а затем половое созревание и возникновение вторичных половых признаков. Мужские половые гормоны влияют на половое поведение (либидо и потенцию). Андрогены стимулируют синтез белка и ускоряют рост тканей. Очень важным является их воздействие на сперматогенез: низкая концентрация гормона активирует этот процесс, высокая – тормозит. Следует указать, что в яичках синтезируется и небольшое количество женских половых гормонов – эстрогенов. Андрогены и эстрогены вместе с другими гормонами регулируют рост и развитие опорно-двигательного аппарата, они в определенном возрасте останавливают рост костей в длину.

По мере старения мужчины в стенках извитых семенных канальцев уменьшается количество половых клеток и увеличивается содержание соединительной

ткани, которая образует плотные оболочки вокруг запустевших канальцев. Однако высокая сексуальная активность замедляет и тормозит этот процесс.

К яичку по заднему краю плотно прирастает **придаток яичка**, который представляет собой систему канальцев, заполненных созревшими сперматозоидами. Выносящие канальцы яичка, извиваясь, направляются из сети яичка к придатку, образуя его головку. Каждый выносящий каналец формирует дольку придатка. Все выносящие канальцы впадают в единственный очень длинный штопорообразно закрученный проток придатка. Он достигает 4 – 6 м в длину, его диаметр около 5 мм. Придаток является не только хранилищем сперматозоидов, здесь они становятся способными к оплодотворению. Проток придатка переходит в семявыносящий проток, который входит в состав семенного канатика.

Семявыносящий проток проходит через паховый канал, а далее по боковой стенке таза вниз и назад, направляясь ко дну мочевого пузыря, где оба протока сближаются. Благодаря мощной мышечной оболочке семявыносящего протока его легко прощупать в паховом канале. Конечный отдел семявыносящего протока у человека расширяется, образуя ампулу. В конечном отделе каждого семявыносящего протока его стенка как бы выпячивается, образуя боковые выросты, **семенные пузырьки** размерами $5 \times 2 \times 1$ см (рис. 192). Их складчатая слизистая оболочка вырабатывает густой желтоватый секрет, который смешивается со спермой и разжижает ее, питает и активирует сперматозоиды. Заостренный выделительный проток каждого семенного пузырька соединяется с конечным отделом семявыносящего протока и образует **семявыбрасывающий проток** длиной около 2 см, который прободает предстательную железу и открывается в предстательную часть мужского мочеиспускательного канала узким отверстием, расположенным у основания семенного холмика.

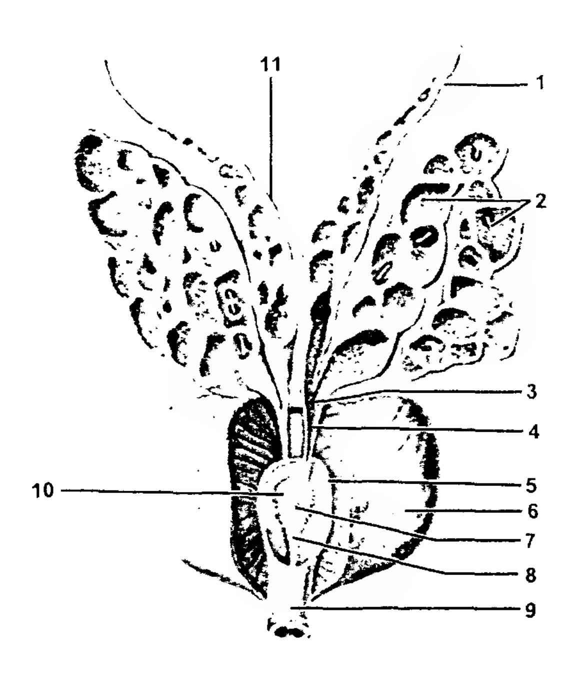


Рис. 192. *Семенные пузырьки. Предстательная железа. Семенные пузырьки и ампулы семявыносящих протоков вскрыты. Часть предстательной железы удалена и вскрыт мочеиспускательный канал (предстательная часть):*
1 – семявыносящий проток; 2 – семенные пузырьки; 3 – выделительный проток; 4 – семявыбрасывающий проток; 5 – предстательная часть мужского мочеиспускательного канала; 6 – предстательная железа; 7 – предстательная маточка; 8 – семенной холмик; 9 – перепончатая часть мочеиспускательного канала; 10 – устье семявыбрасывающего протока; 11 – ампула семявыносящего потока

Предстательная железа (простата). Форма предстательной железы напоминает каштан, своим основанием связанный с мочевым пузырем, масса простаты взрослого мужчины – 18 – 22 г. Простата развивается параллельно с яичками. Кастрация приводит к атрофии предстательной железы. Предстательная железа – это железисто-мышечный орган, железистое вещество которого состоит из 30 – 60 простатических желез. Пучки гладких мышечных клеток образуют вместе с прослойками соединительной ткани широкие толстые

перегородки, отделяющие друг от друга простатические железы. Предстательная железа окружает начальную часть мочеиспускательного канала.

Устья многочисленных проточков простатических желез открываются в мочеиспускательный канал. Эпителий желез и их проточков вырабатывает жидкий беловатый секрет. Сокращение мышечного аппарата в момент семяизвержения (эякуляции) способствует выбрасыванию секрета из простатических желез в мочеиспускательный канал. Простата обладает эндокринной функцией. Она вырабатывает простагландины и другие биологически активные вещества.

У детей предстательная железа состоит главным образом из мышечной соединительной ткани, железистое вещество выражено слабо. С наступлением половой зрелости простата энергично растет, преимущественно за счет желез, которые к старости редуцируются, то же происходит и с мышечно-эластическим веществом. Масса простаты с 20 г падает до 12 – 15 г. Предстательная железа – очень важный орган. Старые анатомы, подчеркивая ее роль, называли простату «вторым сердцем мужчины».

Бульбоуретральные железы (куперовы) – парные округлые железы величиной с горошину каждая, расположенные между пучками мышц мочеполовой диафрагмы. Выводной проток железы очень тонкий, длиной около 3 – 4 см, открывается в просвет мочеиспускательного канала. Железы вырабатывают вязкий секрет, который предохраняет слизистую оболочку мочеиспускательного канала от раздражающего действия мочи.

Вещества, секретируемые предстательной железой, куперовыми железами и семенными пузырьками, добавляются к сперме во время ее продвижения по семявыбрасывающему протоку и мочеиспускательному каналу, разжижают ее, повышают жизнеспособность сперматозоидов и активизируют их.

Сперма – густая, беловатая или сероватая вязкая жидкость со специфическим запахом, напоминающим

запах свежих каштанов. В состав спермы входит вода, слизь, сахар (фруктоза), основания, огромное количество биологически активных веществ, включая простагландины. Последние вызывают сокращение гладких мышц матки и маточных труб. Около 30% семенной жидкости – это секрет предстательной железы, около 65 – 70% – семенных пузырьков. Во время одного семяизвержения выбрасывается 3 – 5 мл спермы.

Семенной канатик представляет собой мягкий шнур длиной 15 – 20 см, расположенный в паховом канале и начинающийся от верхнего конца яичка. Он как бы подвешивает яичко. Канатик образован семявыносящим протоком, артериями и венами яичка и протока, лимфатическими сосудами, нервными сплетениями, рудиментом влагалищного отростка брюшины, гладкими мышечными клетками и соединительной тканью.

Наружные мужские половые органы

Мошонка – это отвисающее книзу выпячивание брюшной стенки, расположенное между корнем полового члена и промежностью. У здорового мужчины мошонка благодаря наличию гладких мышц сокращена и приподнята. При половом возбуждении, снижении окружающей температуры сокращение усиливается и яички приподнимаются. При повышении температуры тела мошонка расслабляется. Это один из первых признаков повышенной температуры у мужчины. Мошонка – это как бы «физиологический термостат», поддерживающий температуру яичек более низкой, чем температура тела, что является **необходимым условием нормального сперматогенеза.**

Мужской половой член (penis, fallos) с глубокой древности является символом силы, превосходства, господства. Во всех архаических культурах фаллическая символика играла важную роль. И в раннем детстве ребенок придает огромное значение половому члену.

Ребенок «приписывает всем людям, в том числе и женщинам, наличие пениса» (З. Фрейд). Более того, у многих девочек возникает желание иметь пенис, у мальчиков – страх его потерять («угроза кастрации»).

Половой член выполняет две функции. Он служит для выведения мочи и для совокупления (введения в женское влагалище). Его корень прикреплен к лобковым костям и скрыт под кожей; подвижная часть – тело – оканчивается утолщенной головкой, на вершине которой располагается наружное отверстие мочеиспускательного канала. Тонкая, нежная, подвижная, растяжимая кожа полового члена лежит на лишенной жировых клеток подкожной клетчатке, которая отсутствует в области головки. У основания головки кожа образует циркулярную свободную складку – *крайнюю плоть*, скрывающую головку. Уздечка, расположенная на нижней поверхности головки, соединяет крайнюю плоть с кожей головки. Между крайней плотью и кожей головки имеется небольшое пространство (мешок), куда выделяется секрет многочисленных желез крайней плоти, образующих беловатую смегму. Это пространство открывается отверстием, через которое при отодвигании крайней плоти проходит головка полового члена.

Половой член сформирован двумя пещеристыми и одним губчатым телами. Два *пещеристых тела* полового члена цилиндрической формы с несколько заостренными концами прикрепляются к нижним ветвям лобковых костей. Оба тела сходятся под лобковым симфизом и далее срастаются, образуя на нижней поверхности желобок, где залегает *губчатое тело полового члена*, заканчивающееся впереди головкой, задний конец губчатого тела образует луковицу, расположенную в толще мышц промежности (рис. 193).

Пещеристые и губчатое тела покрыты лишенной мышечных волокон плотной соединительнотканной белочной оболочкой, которая отсутствует лишь на головке полового члена. От внутренней поверхности оболочки

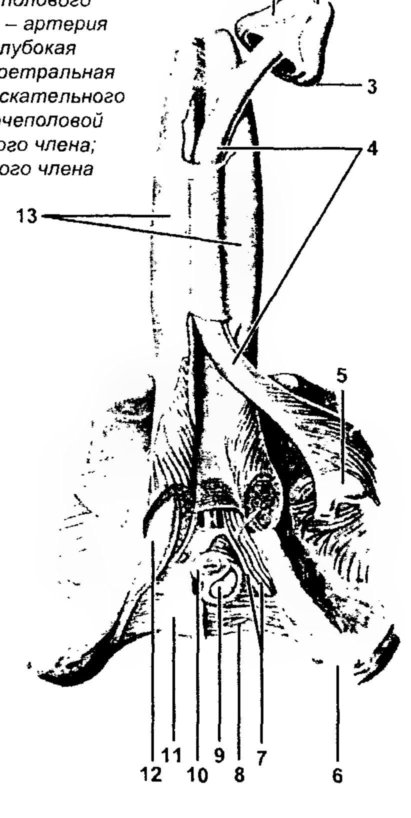


Рис. 193. *Строение полового члена: 1 – головка полового члена; 2 – наружное отверстие мочеиспускательного канала; 3 – венец головки; 4 – губчатое тело полового члена; 5 – луковица полового члена; 6 – седалищный бугор; 7 – артерия и вена полового члена; 8 – глубокая поперечная мышца; 9 – бульбоуретральная железа; 10 – сфинктер мочеиспускательного канала; 11 – нижняя фасция мочеполовой диафрагмы; 12 – ножка полового члена; 13 – пещеристые тела полового члена (покрыты фасцией)*

отходят отростки (трабекулы), которые сформированы плотной волокнистой соединительной тканью, содержащей множество гладких мышечных клеток и эластических волокон. Трабекулы разветвляются в ткани губчатого и пещеристых тел и переплетаются между собой. Между ними образуется система ячеек (лакун, каверн), которые представляют собой широкие кровеносные капилляры.

Кровь к пещеристым телам доставляет в основном глубокая артерия полового члена, которая распадается на ветви, идущие по трабекулам. При спокойном состоянии полового члена они извитые, что дало повод называть их завитковыми или улитковыми. Артерии открываются непосредственно в ячейки (каверны). Просвет этих артерий широкий, а их стенки имеют толстую мышечную оболочку, помимо этого, внутренняя оболочка артерий утолщена за счет добавочных пучков гладких мышечных волокон, которые закрывают просвет

при сокращении сосудистой стенки. В стенках вен также хорошо развит мышечный слой. Основную роль в эрекции играют гладкие мышечные клетки артерий, артериол и синусоидных капилляров. В покое при отсутствии эрогенной стимуляции гладкие мышцы сокращены, поэтому стенки завитых артерий полового члена умеренно сокращены, и сами артерии извитые. Межкавернозные вены и вены, проходящие под белочной оболочкой пещеристых тел, открыты, и кровь легко оттекает по ним. В результате психогенных влияний, идущих из коры головного мозга в спинной, а также рефлекторных – вследствие раздражения чувствительных нервных окончаний, расположенных в коже половых органов и эрогенных зон, возбуждаются парасимпатические нейроны крестцового отдела спинного мозга (центр эрекции). Нервный импульс, возникающий в них, передается по тазовым нервам к половым органам. В результате этого расслабляются гладкие мышцы трабекул пещеристых тел полового члена и губчатого тела и завитковых артерий. Последние выпрямляются, и кровь устремляется в ячейки (каверны) – они расширяются. Во время эрекции благодаря кровенаполнению пещер стенки вен сдавлены, что препятствует оттоку крови из сосудистых полостей (рис. 194). Эрекция усиливается благодаря одновременному рефлекторному сокращению седалищно-пещеристых мышц и луковично-губчатых мышц (это мышцы мочеполовой диафрагмы; первые начинаются от ветвей обеих седалищных костей и вплетаются в белочную оболочку пещеристых тел полового члена, вторые начинаются от луковицы полового члена, окружая ее и губчатое тело, и вплетаются в его белочную оболочку). При эрекции резко увеличиваются размеры полового члена, он выпрямляется, становится плотным.

Головка полового члена образована плотной волокнистой соединительной тканью, обильно пронизанной сетью соединяющихся между собой вен. Кожа полового члена, слизистая оболочка мочеиспускательного канала, белочная оболочка и трабекулы очень богаты чувствительными нервными окончаниями.

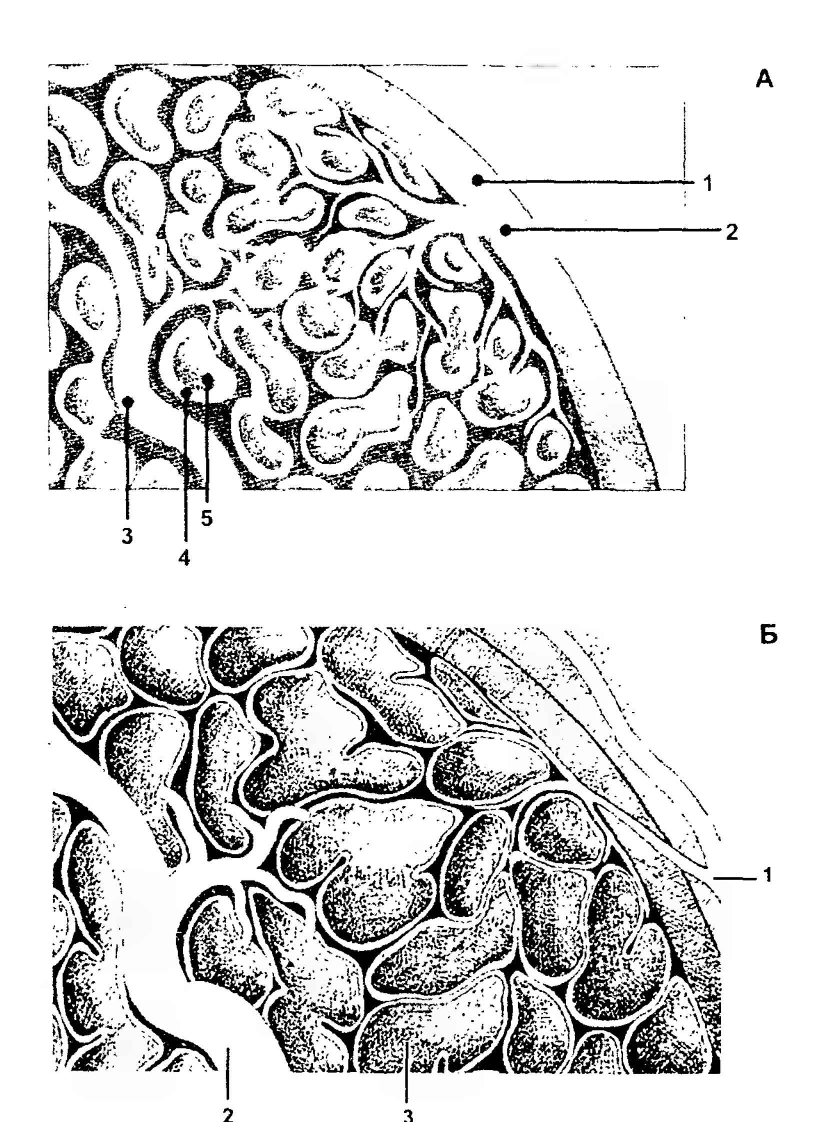


Рис. 194. *Механизм эрекции полового члена:*
А – неэрегированное состояние: 1 – белочная оболочка; 2 – вена; 3 – завитковая артерия; 4 – стенка каверны; 5 – синусоиды (каверны, пещеры); Б – состояние эрекции: 1 – вена; 2 – завитковая артерия; 3 – синусоиды (по Хашмату и соавт.)

Мужской мочеиспускательный канал – это узкая трубка длиной у новорожденного 5 – 6 см, у взрослого 16 – 22 см. В нем различают три части: предстательную, прободающую предстательную железу; самую короткую перепончатую, проходящую через диафрагму таза, и самую длинную губчатую, залегающую в губчатом теле полового члена. На задней стенке предстательной части мочеиспускательного канала расположен небольшой продолговатый гребень, выступающий в просвет канала, вершина его образует семенной холмик, по бокам от которого открываются устья семявыбрасывающих протоков. Семенной холмик образован пещеристой тканью, богатой гладкими мышечными клетками. В семенном холмике имеется огромное количество нервных волокон и их чувствительных окончаний, которые являются точками наибольшей половой чувствительности. Семенной холмик при эрекции набухает, увеличивается, что препятствует затеканию спермы в мочевой пузырь. Вокруг предстательной части мочеиспускательного канала поперечнополосатые мышцы мочеполовой диафрагмы образуют его произвольный сфинктер.

Быстрый рост мужского полового члена (как и других половых органов) происходит в период полового созревания.

➲ Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Опишите основные детали строения яичка.
2. Опишите строение сперматозоида.
3. Каковы пути передвижения сперматозоидов от извитых семенных канальцев до наружного отверстия мочеиспускательного канала?
4. Каковы строение и функция предстательной железы?
5. Опишите строение пещеристых и губчатого тел мужского полового члена.

ЖЕНСКИЕ ПОЛОВЫЕ ОРГАНЫ

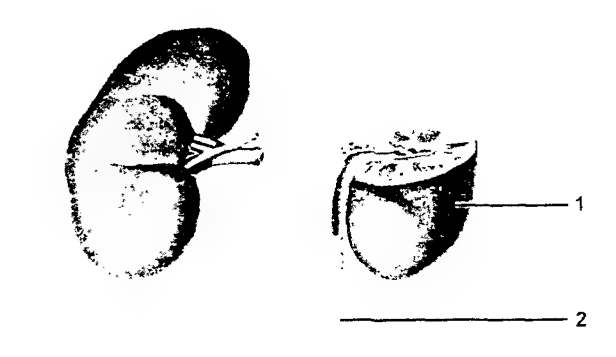
Женские половые органы, как и мужские, подразделяются на внутренние (яичники, маточные трубы, матка и влагалище), расположенные в полости малого таза, и наружные (женская половая область и клитор), видимые снаружи (рис. 195).

Внутренние женские половые органы

Яичник – важнейшая парная железа, которая подобно яичку выполняет две функции: образование яйцеклеток и выработку женских половых гормонов, которые выделяются в кровь. Яичник, расположенный непосредственно ниже входа в малый таз, имеет овальную форму. У новорожденной девочки масса яичника не превышает 0,15 г, у нерожавшей женщины его масса 5 – 6 г, в возрасте 40 – 50 лет начинается атрофия яичников, их масса уменьшается почти в два раза.

Один край яичника свободный, другой прикреплен к брыжейке. Здесь в орган входят сосуды и нервы, поэтому он называется воротами яичника. Яичник покрыт соединительнотканной оболочкой, под ней располагается корковое вещество, состоящее из плотной волокнистой соединительной ткани, в которой находятся многочисленные фолликулы – первичные (яйцеклетка – овогония, окруженная одним слоем яичниковых фолликулоцитов), растущие (созревающие), атретические, а также желтые тела и рубцы. Мозговая часть яичника образована соединительной тканью, в которой проходят сосуды и нервы.

В эмбриональном периоде *первичные половые клетки* мигрируют в формирующуюся половую железу, где они превращаются в овогонии. В отличие от мужских половых клеток размножение женских происходит во внутриутробном периоде. Образуются *первичные (примордиальные) фолликулы* – овоцит первого порядка –



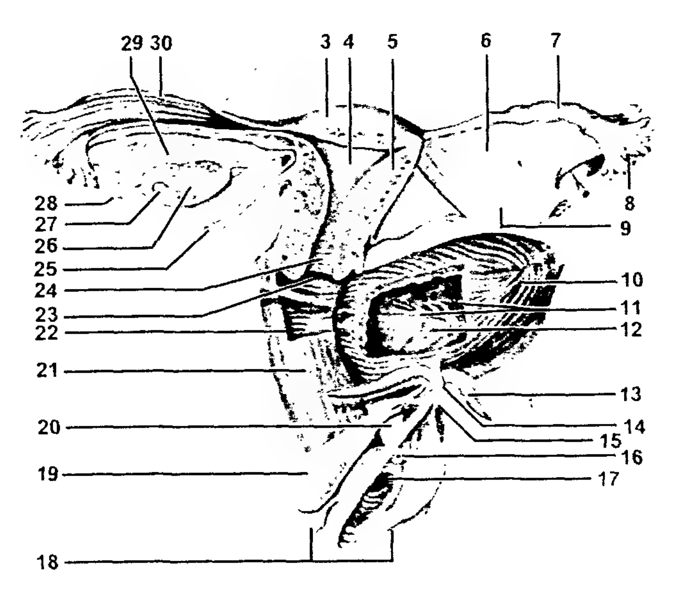


Рис. 195. *Мочеполовой аппарат женщины:*
1 – почка; 2 – мочеточник; 3 – дно матки; 4 – полость матки; 5 – тело матки; 6 – брыжейка маточной трубы; 7 – ампула маточной трубы; 8 – бахромки трубы; 9 – брыжейка матки (широкая связка матки); 10 – мочевой пузырь; 11 – слизистая оболочка мочевого пузыря; 12 – устье мочеточника; 13 – ножка клитора; 14 – тело клитора; 15 – головка клитора; 16 – наружное отверстие мочеиспускательного канала (уретры); 17 – отверстие влагалища; 18 – большая железа преддверия (бартолиниева железа); 19 – луковица преддверия; 20 – женский мочеиспускательный канал (женская уретра); 21 – влагалище; 22 – влагалищные складки; 23 – отверстие матки; 24 – канал шейки матки; 25 – круглая связка матки; 26 – яичник; 27 – фолликул яичника; 28 – везикулярный привесок; 29 – придаток яичника; 30 – трубные складки

яйцеклетка, окруженная одним слоем фолликулярных клеток. У новорожденной девочки в обоих яичниках имеется до 2 млн женских половых клеток. Количество яйцеклеток после рождения не только не увеличивается, но быстро уменьшается благодаря рассасыванию. До рождения девочки небольшое количество примордиальных фолликулов растет, фолликулярные клетки размножаются, эти фолликулы называются *развивающимися*. Ко времени наступления половой зрелости в корковом веществе сохраняется около 300 000 первичных яйцеклеток. С наступлением половой зрелости раз в месяц начинается созревание одного овоцита первого порядка, которое заканчивается образованием зрелой гаплоидной яйцеклетки. Развивающиеся фолликулы преобразуются в *зрелые пузырчатые фолликулы яичника* (граафовы пузырьки) в результате сложных процессов овогенеза, которые происходят циклически каждые 28 дней. При этом первичный фолликул растет, клетки фолликулярного эпителия интенсивно размножаются, располагаются в виде многих слоев, вокруг фолликула развивается соединительнотканная оболочка (тека), клетки начинают вырабатывать жидкость фолликула, содержащую гормоны эстрогены, которая раздвигает их. Одновременно растет и яйцеклетка, вокруг нее образуется блестящая оболочка.

Яйцеклетка (овоцит, ооцит) человека (и других млекопитающих) относится к маложелтковым с равномерным распределением желточных включений. Яйцеклетка покрыта блестящей оболочкой, которая окружена слоем питающих их фолликулярных клеток, вырабатывающих женские половые гормоны, выполняющих по отношению к овоциту трофическую, защитную и барьерную функции. Яйцеклетка, окруженная слоем фолликулярных клеток, оттесняется к одному из полюсов фолликула (яйценосный холмик), в связи с накоплением жидкости образуется быстро увеличивающаяся в размерах полость — граафов пузырек, стенка которого из-за избытка жидкости разрывается, и яйцеклетка, окруженная блестящей

оболочкой и тремя-четырьмя тысячами фолликулярных клеток, выходит в свободную брюшную полость, откуда попадает в маточную трубу, где и созревает (рис. 196).

В полость лопнувшего пузырька изливается кровь, сгусток кро́ви быстро замещается соединительной тканью, здесь развивается *желтое тело*. Клетки фолликулярного эпителия размножаются, в них накапливается пигмент. Они превращаются в лютеоциты, продуцирующие гормон прогестерон. Если яйцеклетка не была оплодотворена, желтое тело функционирует 12 – 14 дней. Оно называется циклическим (менструальным) желтым телом. Если наступает беременность, желтое тело сохраняется в течение всей беременности (желтое тело беременности). Как только прекращается функционирование желтого тела (менструального или беременности), оно атрофируется, в нем разрастается соединительная ткань. На месте желтого тела остается соединительнотканный рубец – беловатое тело. Итак, в течение примерно 40 лет половой зрелости у женщины созревает и выделяется около 400 – 500 яйцеклеток. Все прочие дегенерируют.

В яичниках образуются женские половые гормоны: эстрогены и прогестерон, а также небольшое

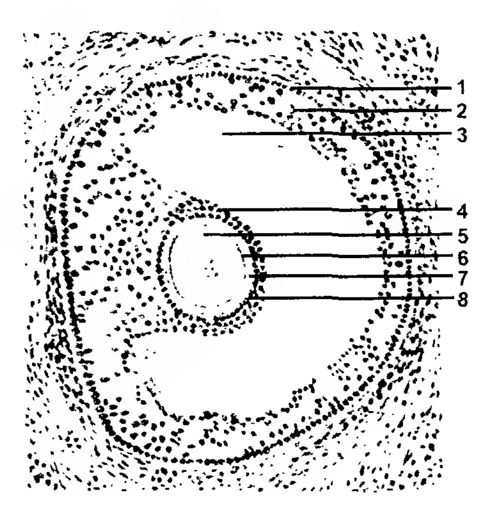


Рис. 196. *Строение пузырчатого фолликула яичника (граафова пузырька):*
1 – наружная оболочка покрышки фолликула; 2 – внутренняя оболочка покрышки фолликула; 3 – полость фолликула с фолликулярной жидкостью; 4 – яйценосный холмик; 5 – яйцеклетка; 6 – блестящая зона; 7 – лучистый венец; 8 – фолликулярные клетки

количество мужских половых гормонов – андрогенов. Эстрогены обеспечивают развитие наружных женских половых органов, вторичных половых признаков, рост и развитие опорно-двигательного аппарата, развитие тела по женскому типу, влияют на психику и поведение. Прогестерон оказывает влияние на слизистую оболочку матки, готовя ее к внедрению (имплантации) оплодотворенного яйца, росту и развитию плода, развитию плаценты, молочных желез.

Маточная труба – па́рная, цилиндрической формы, расположена в верхнем крае широкой связки матки. Длина ее у половозрелой женщины 8 – 18 см, диаметр просвета 2 – 4 мм. В трубе различают четыре части: маточную, которая проходит через стенку матки и открывается в полость маточным отверстием; короткий перешеек, лежащий вблизи матки; длинную ампулу и ее расширенную воронку, открывающуюся в брюшную полость вблизи яичника – брюшное отверстие. Последнее ограничено бахромкой трубы, одна из которых – яичниковая бахромка – длиннее других.

Стенка трубы построена из складчатой слизистой оболочки, мышечной оболочки, состоящей из кругового и продольного слоев, и серозной оболочки. Благодаря перистальтическим сокращениям мышечной оболочки и движению ресничек эпителиальных клеток, выстилающих просвет, яйцеклетка передвигается по трубе. **Оплодотворение яйцеклетки происходит в маточной трубе,** откуда она переходит в полость матки.

Матка – полый толстостенный орган грушевидной формы. Узкая полость матки, примерно треугольной формы, вверху сообщается с трубами, а внизу через канал шейки матки – с влагалищем. Масса матки новорожденной девочки 2 – 2,5 г, у нерожавшей женщины 40 – 50 г, у много раз рожавшей – в 1,5 – 2 раза больше. Интенсивный рост матки начинается в начале периода полового созревания.

Стенка матки состоит из трех слоев: эндометрия (слизистая оболочка), миометрия (мышечная оболочка)

и периметрия (серозная оболочка, или брюшина). Листки брюшины, покрывающие матку со всех сторон, переходят в правую и левую широкие связки матки. Шейка матки, кроме того, окружена околоматочной клетчаткой – параметрием. *Слизистая оболочка (эндометрий)* в межменструальном периоде гладкая, не имеет складок и непосредственно сращена с мышцами. Она покрыта однослойным цилиндрическим эпителием, богата капиллярными сетями и простыми трубчатыми маточными железами, пронизывающими всю толщину слизистой. В слизистой оболочке различают два слоя: толстый поверхностный функциональный, который отторгается во время менструации, и глубокий – базальный. *Миометрий* образован гладкой мышечной тканью, в нем залегают мощные венозные сплетения. При беременности гладкие мышечные клетки гипертрофируются, их размеры увеличиваются в 5 – 10 раз в длину и в 3 – 4 раза в ширину, соответственно увеличиваются и размеры матки. Резко возрастает количество кровеносных сосудов и капилляров. Непосредственно после родов масса матки достигает 1 – 1,5 кг, постепенно происходит ее обратное развитие, которое заканчивается через 6 – 8 недель после родов. Кровоснабжение матки обильное, артерии мышечной оболочки спирально закручены, от них отходят артерии, направляющиеся в эндометрий, где они разветвляются на спиральные, питающие поверхностный функциональный слой, и прямые, питающие базальный слой; и те и другие разветвляются на артериолы и затем на капилляры.

Влагалище представляет собой уплощенную трубку длиной 7 – 9 см, которая соединяет полость матки с наружными половыми органами женщины. Влагалище направлено косо вверх примерно под углом в 45°. Наружное отверстие влагалища открывается в его преддверие. У девственниц оно закрыто девственной плевой, которая является складкой слизистой оболочки, обычно кольцевидной формы. Стенка влагалища состоит из складчатой слизистой оболочки, покрытой

неороговевающим многослойным эпителием и лишенной желез; мышечной (круговые пучки вплетаются в продольный слой) и соединительнотканной адвентициальной оболочек. В эпителии влагалища происходят циклические изменения в соответствии с фазами овариально-менструального цикла.

Большая часть слизистой оболочки влагалища относительно слабо иннервирована и имеет мало чувствительных окончаний. Лишь вход во влагалище обладает огромным количеством нервных окончаний.

Клетки поверхностного слоя эпителия богаты гликогеном, который у здоровой женщины под влиянием обитающих во влагалище микробов распадается с образованием молочной кислоты. Это придает влагалищной слизи кислую реакцию и обусловливает ее бактерицидность по отношению к патогенным микробам.

Стенки влагалища весьма эластичны, они легко расслабляются и сокращаются, поэтому полость меняет размеры и форму. Во время родов влагалище пропускает новорожденного, при половом акте влагалище легко приспосабливается к различным размерам мужского полового члена.

Наружные женские половые органы

Женская половая область, или *вульва*, включает лобок («холм Венеры»), большие и малые половые губы, клитор и преддверие влагалища (рис. 197). У женщин в области лобка и больших половых губ хорошо выражена подкожная жировая клетчатка. Кожа лобка богата чувствительными нервными окончаниями. *Большие половые губы*, ограничивающие половую щель, представляют собой складки кожи, по краям которых обильно растут волосы. В обычном состоянии большие половые губы сомкнуты, при половом возбуждении они расходятся, открывая половую щель, которая увлажнена слизью. *Малые половые губы*, лежащие кнутри

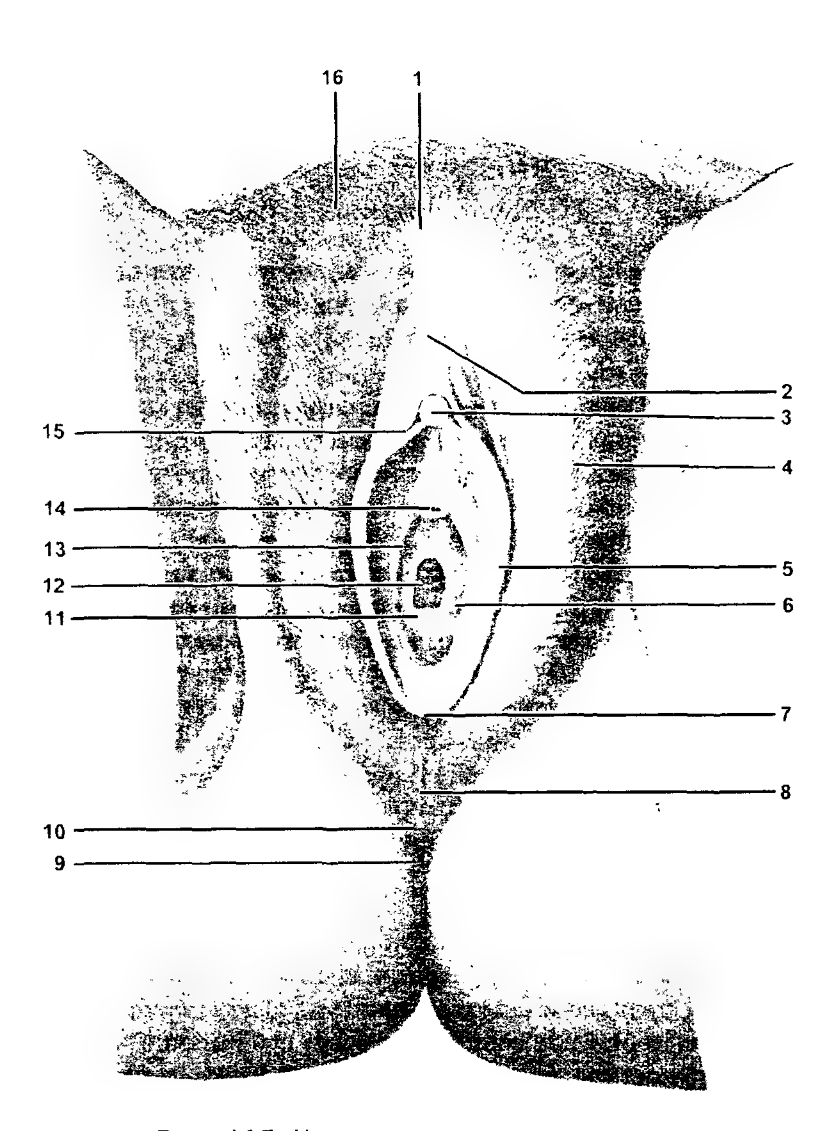


Рис. 197. *Наружные женские половые органы:*
1 – передняя спайка губ; 2 – крайняя плоть клитора; 3 – головка клитора; 4 – большая половая губа; 5 – малая половая губа; 6 – устье большой железы преддверия (бартолиниева железа); 7 – уздечка половых губ; 8 – задняя спайка губ; 9 – задний проход; 10 – промежность; 11 – девственная плева; 12 – отверстие влагалища; 13 – преддверие влагалища; 14 – наружное отверстие мочеиспускательного канала; 15 – уздечка клитора; 16 – лобок (по Р.Д. Синельникову)

от больших и отделенные от них бороздами, представляют собой складки кожи, лишенные жировой клетчатки и покрытые умеренно ороговевающим многослойным эпителием, базальные клетки которого содержат большое количество пигментных включений. Цвет малых половых губ у женщин варьирует от розового до пурпурного. Передние верхние края малых губ раздваиваются, окаймляя клитор, верхние части образуют крайнюю плоть клитора, нижние – его уздечку. У многих женщин малые половые губы выступают из-под больших.

Клитор, длиной 2,5 – 3,5 см, подобно мужскому половому члену, состоит из двух пещеристых тел, разделенных перегородкой, и головки. Строение пещеристых тел клитора аналогично таковому полового члена. Ножки клитора прикрепляются к нижним ветвям лобковых костей. Чтобы увидеть клитор, следует слегка отодвинуть вверх его крайнюю плоть.

Клитор – наиболее важная эрогенная зона женщины. Мастерс и Джонсон называют клитор «уникальным органом, единственной функцией которого является фокусирование и аккумуляция сексуальных ощущений и эротической радости».

Преддверие влагалища – это щель между малыми половыми губами, куда открываются наружные отверстия мочеиспускательного канала и влагалище, протоки множества малых и двух больших желез преддверия (бартолиниевы). Луковица преддверия также состоит из пещеристой ткани, которая расположена симметрично по бокам от нижнего конца влагалища (аналог губчатого тела мужского полового члена).

Наружные половые органы, особенно клитор и преддверие влагалища, имеют обильную иннервацию и множество различных чувствительных нервных окончаний. Наружные половые органы вместе с влагалищем составляют единый совокупительный аппарат, предназначенный для введения мужского полового члена и спермы и выведения плода.

МОЛОЧНАЯ ЖЕЛЕЗА

Молочная железа, являющаяся видоизмененной потовой железой, расположена на передней поверхности большой грудной мышцы. У девственниц масса ее около 150 – 200 г, у кормящей женщины – 300 – 400 г, у мужчин она недоразвита. У новорожденной девочки имеется лишь недоразвитая система протоков. В предпубертатном периоде у девочек быстро растет жировая ткань, к моменту половой зрелости железа становится округлой, но увеличение ее происходит в основном за счет жировой ткани.

На передней поверхности железы в центре находится пигментированный сосок (на его поверхности открываются 10 – 15 млечных пор), окруженный также пигментированным околососковым кружком. У женщин размеры сосков и околососкового поля (ареола) разные, обычно диаметр ареолы 2,0 – 4 см. Кожа околососкового поля и особенно соска богато иннервируется. Здесь огромное количество чувствительных нервных окончаний, поэтому у многих женщин вся грудь и особенно сосок с околососковым полем являются важными эрогенными зонами. В коже соска и околососкового кружка – множество гладких мышечных волокон. При половом возбуждении сосок резко набухает и становится упругим, что связано с сокращением гладких мышечных волокон.

У взрослой женщины железа состоит из 15 – 20 долей, между которыми располагается жировая и рыхлая волокнистая соединительная ткань. Каждая доля – это сложная альвеолярная железа, выводной проток которой направляется радиально к соску. Не доходя до соска, проток, расширяясь, образует млечный синус. Однако концевые отделы железы некормящей женщины представляют собой лишь млечные альвеолярные протоки. Под влиянием эстрогена и прогестерона с конца пяти месяцев и до конца шести месяцев беременности на их концах формируются альвеолы, образованные одним слоем цилиндрических клеток. В дальнейшем до родов образование альвеол резко замедляется, но клетки секретируют, и образуемая ими жидкость (молозиво)

растягивает альвеолы, в результате чего железа продолжает набухать. Этот процесс продолжается до и в первые 1 – 2 дня после родов.

Во время кормления грудью альвеолы молочных желез продуцируют молоко. Альвеолы образованы цилиндрическими эпителиальными клетками – лактоцитами, которые окружены корзинчатыми миоэпителиоцитами, при их сокращении выдавливается молоко в протоки. Секреция молока стимулируется лактотропным гормоном гипофиза. После окончания периода кормления постепенно происходит обратное развитие молочной железы, лишь сохраняются некоторые альвеолы.

Женская грудь является символом женственности, сексуальности, привлекательности. Грудь – предмет особой заботы женщин и восхищения мужчин. Ч. Дарвин писал: «В зрелые годы, когда мы видим предмет, похожий на женскую грудь, мы ощущаем прилив восторга, который, по-видимому, влияет на все наши чувства». Размер и форма груди совершенно не влияют на женскую сексуальность. Размеры груди – скорее дело культуры и моды. Так, в Японии традиционно было принято перевязывать грудь, чтобы она не росла.

ПРОМЕЖНОСТЬ

Промежность представляет собой совокупность структур, которые закрывают выход из полости малого таза. По форме промежность напоминает ромб, образованный верхушкой копчика, нижней точкой лобкового симфиза и седалищными буграми. Спереди область промежности ограничена наружными половыми органами, сзади – задним проходом и разделена на две половины срединным швом, который у мужчин переходит в шов мошонки. Условная линия, соединяющая седалищные бугры, разделяет промежность на две области треугольной формы: мочеполовую (передне-верхнюю) и заднепроходную (нижне-заднюю), в которых расположены соответственно мочеполовая и диафрагма таза. Обе диафрагмы образованы двумя слоями

мышц и фасциями. У женщин мочеполовую диафрагму прободает мочеиспускательный канал и влагалище, у мужчин – лишь мочеиспускательный канал. Через диафрагму таза проходит конечный отдел прямой кишки. Мышцы мочеполовой диафрагмы у мужчин сильнее, а фасции менее прочные, чем у женщин.

➲ Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Опишите строение яичника и назовите его функции.
2. Каковы строение и функция матки?
3. Опишите строение влагалища.
4. Как устроены наружные женские половые органы?

КРАТКИЙ ОЧЕРК РАЗВИТИЯ МОЧЕПОЛОВОГО АППАРАТА В ФИЛО- И ОНТОГЕНЕЗЕ

В фило- и онтогенезе позвоночных животных последовательно сменяют друг друга три стадии развития почки: предпочка (pronephros), первичная почка (mesonephros) и окончательная почка (metanephros). *Предпочка* имеется на ранних стадиях эмбрионального развития у всех позвоночных животных, у зародыша человека появляется на 3-й неделе и функционирует 40 – 50 ч. Каждая предпочка состоит из нескольких канальцев *(протонефридий)*, открывающихся одним концом – *воронкой* – в полость тела, а другим – в парный *протонефрический проток*, преобразующийся в дальнейшем в *мезонефральный проток (вольфов)*. Вблизи воронок расположены *сосудистые клубочки*, в которых происходит фильтрация жидкости, поступающей в полость тела, а затем в просвет канальца. Оба протонефрических протока в хвостовом отделе тела открываются наружу или впадают в конечный отдел задней кишки (клоаку).

У зародышей высших позвоночных животных и человека предпочка быстро редуцируется, ее сменяет парная *первичная почка (вольфово тело)*, которая

у человека закладывается каудальнее предпочки в конце 3-й недели развития и состоит из 25 – 30 извитых канальцев *(метанефридий)*. Последние начинаются слеповогнутой возле сосудистого клубочка внутренней стенкой, в результате чего образуется почечное тельце. Другой конец метанефридий соединяется с мезонефральным (вольфовым) протоком. Первичная почка у человеческого зародыша функционирует до конца 2-го месяца внутриутробной жизни, она сохраняется на всю жизнь только у круглоротых, некоторых рыб и амфибий. У высших позвоночных первичная почка и мезонефральный проток вскоре частично редуцируются, а из оставшихся отделов развиваются некоторые мочевые и половые органы. По бокам от мезонефральных протоков из клеток, выстилающих полость тела, развивается также парный *парамезонефральный проток (мюллеров)*. Верхние концы парамезонефральных протоков открываются в полость тела, а нижние, соединяясь между собой, открываются общим устьем в мочеполовую пазуху. Из этих парамезонефральных протоков развиваются матка, маточные трубы и влагалище у женщин. У мужчин этот орган редуцируется, от него остаются лишь мужская маточка и привесок яичка.

Парная *окончательная почка* сменяет первичную. У человека она начинает закладываться на 2-м месяце эмбрионального развития из нефрогенной ткани (участок мезодермы) и выпячивания мезонефрального протока, который растет вверх и назад к нефрогенной ткани, врастает в нее, образуя мочеточник, лоханку, чашки, сосочковые протоки и прямые собирательные трубочки. Почечные канальцы формируются из нефрогенной ткани. Развитие окончательной почки заканчивается лишь после рождения. В процессе развития окончательная почка как бы поднимается в будущую поясничную область, это связано с неравномерным ростом различных сегментов тела.

Развитие мочевого пузыря и мочеиспускательного канала связано с *клоакой*. Последняя является расширенным отделом задней кишки (энтодермального

происхождения), которая служит общим концевым отделом для кала, мочи и половых клеток у большинства позвоночных, кроме плацентарных млекопитающих. У зародышей последних в клоаку открываются парамезонефральные (мюллеровы), мезонефральные (вольфовы) протоки и задняя кишка; клоака соединена с аллантоисом. У человеческого эмбриона клоака разделяется фронтальной перегородкой на два отдела: из переднего образуется *мочеполовой синус*, дающий в дальнейшем часть мочевого пузыря и мочеиспускательный канал, из заднего – *прямая кишка*. Треугольник мочевого пузыря и его дно образуются из устьев отделов мезонефральных протоков на 2-м месяце. Тело и верхушка пузыря развиваются из мочеполового синуса и аллантоиса.

У зародышей позвоночных животных (и человека) вначале закладываются индифферентные половые железы, лишь позднее формируются мужские или женские половые органы (рис. 198, 199). У зародыша человека зачатки индифферентных половых желез появляются на 4-й неделе эмбрионального развития.

Напомним, что в соматических клетках у женщин имеются половые XX-хромосомы, а в яйцеклетке – X-хромосомы; у мужчин в соматических клетках – XY-хромосомы, а в сперматозоидах – либо X-, либо Y-хромосомы. В Y-хромосоме человека имеется ген, кодирующий синтез особого белка, который направляет клетки индифферентных половых желез по пути развития семенника. Дифференцировка семенника начинается на 6-й неделе внутриутробного развития. В этом случае образуются тяжи эпителиальных клеток, которые впоследствии изгибаются, делятся и в них развиваются сперматогонии. При развитии яичка формируются выносящие канальцы яичка из канальцев первичной почки и привесок придатка яичка. Из мезонефрального протока образуются проток придатка яичка, семявыносящий и семявыбрасывающий протоки, семенные пузырьки. Парамезонефральные протоки на бо́льшем протяжении в мужском организме атрофируются и

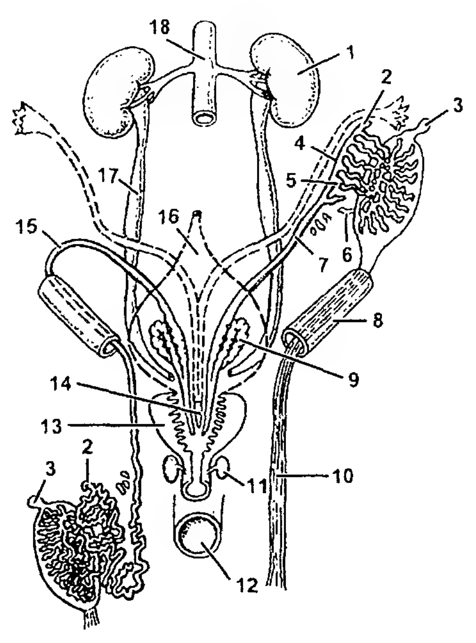


Рис. 198. *Схема развития внутренних мужских половых органов (левое яичко представлено в более ранней стадии, правое прошло через паховой канал):*

1 – почка; 2 – привесок придатка яичка; 3 – привесок яичка; 4 – парамезонефральный (мюллеров) проток; 5 – каналец мезонефроса; 6 – нижний каналец мезонефроса; 7 – мезонефральный (вольфов) проток; 8 – паховый канал; 9 – семенной пузырек; 10 – направляющая связка (в эмбриогенезе); 11 – бульбоуретральная железа; 12 – прямая кишка; 13 – предстательная железа; 14 – мужская маточка; 15 – семявыносящий проток; 16 – мочевой пузырь; 17 – мочеточник; 18 – аорта

остаются лишь в виде так называемой мужской маточки и привеска яичка. На 7-м месяце внутриутробного развития из соединительной ткани, окружающей развивающееся яичко, формируется белочная оболочка. К этому времени яичко округляется.

Если Y-хромосома отсутствует и не синтезируется упомянутый белок, то на 7-й неделе эмбрионального развития начинается дифференцировка индифферентных половых желез в яичники. При этом индифферентная железа разделяется на два слоя: наружный первичный корковый и внутренний первичный мозговой,

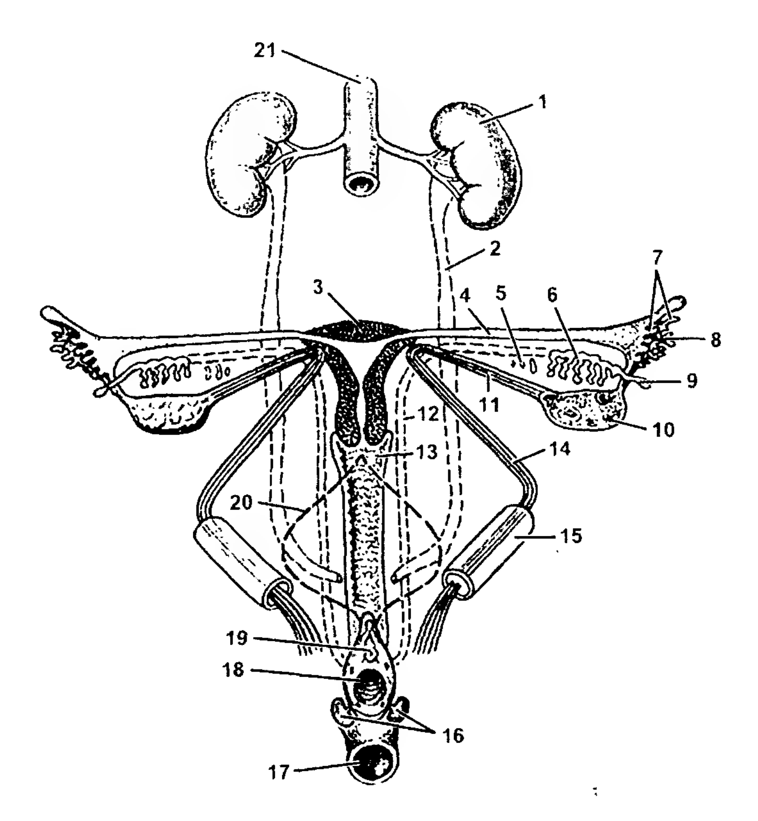


Рис. 199. *Схема развития внутренних женских половых органов:*

1 – почка; 2 – мочеточник; 3 – матка; 4 – маточная труба; 5 – околояичник; 6 – придаток яичника (надъяичник); 7 – бахромка маточной трубы; 8 – брюшное отверстие маточной трубы; 9 – пузырчатый привесок; 10 – яичник; 11 – собственная связка яичника; 12 – мезонефральный проток; 13 – влагалище; 14 – круглая связка матки; 15 – паховый канал; 16 – большая железа преддверия влагалища; 17 – прямая кишка; 18 – отверстие влагалища; 19 – наружное отверстие мочеиспускательного канала; 20 – мочевой пузырь; 21 – аорта

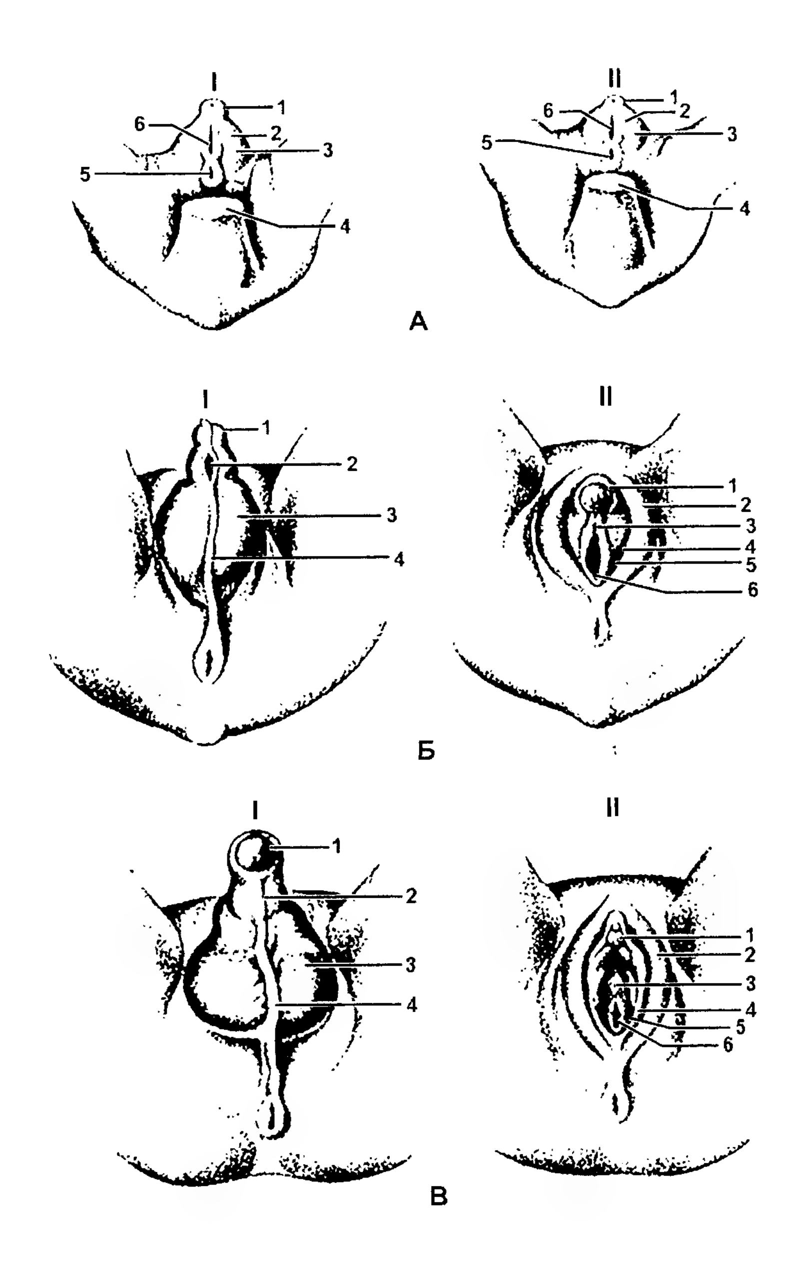
в котором располагаются первичные половые клетки. Эти половые клетки постепенно по мере своего развития смещаются в корковое вещество. Из оставшихся канальцев первичной почки (мезонефроса) формируются рудиментарные придаток яичка и околояичник, из мезонефрального протока – продольный (околоматочный) проток (гартнеров), из парамезонефрального

(мюллерова) протока развиваются матка, маточные трубы и влагалище.

У млекопитающих (и человека) половые железы от места их закладки перемещаются в область таза, причем яичники остаются в полости малого таза, а яички у большинства млекопитающих (кроме некоторых насекомоядных, китообразных и др.) выходят из брюшной полости в мошонку. В этом процессе важную роль играет направляющая связка яичка. К 3-му месяцу внутриутробного периода яичко находится в подвздошной ямке, к 6-му месяцу – у внутреннего кольца пахового канала, на 7 – 8-м месяце яичко проходит через паховой канал вместе с семявыносящим протоком, сосудами и нервами, которые входят в состав образующегося в процессе опускания яичка семенного канатика.

Из эпителия формирующейся уретры образуется около 50 клеточных тяжей, из которых развивается предстательная железа. Дольки железы в дальнейшем образуются из этих тяжей. Бульбоуретральные железы развиваются из эпителиальных выростов губчатой части уретры. Протоки предстательной железы и бульбоуретральных желез открываются своими устьями в тех местах, где происходила их закладка.

На 3-м месяце внутриутробного развития человека кпереди от клоачной перепонки из мезенхимы возникает *половой бугорок*, в основании которого находится *мочеполовая (уретральная) бороздка*, ограниченная с обеих сторон *половыми складками*. По обеим сторонам от описанных бугорка и складок формируются *половые валики*. Все эти структуры являются индифферентными наружными половыми органами, на которых в дальнейшем развиваются наружные мужские или женские половые органы (рис. 200). При развитии особи мужского пола половой бугорок быстро растет и удлиняется, превращаясь в пещеристые тела полового члена. По мере роста половых складок мочеполовая бороздка углубляется, превращаясь в желобок, а в результате сращения его краев образуются


I
1
6
2
3
5
4
II
1
6
2
3
5
4
А
I
1
2
3
4
II
1
2
3
4
5
6
Б
I
1
2
3
4
II
1
2
3
4
5
6
В

мужской мочеиспускательный канал и губчатое тело полового члена. В процессе роста последнего в толще мужского мочеиспускательного канала мочеполовое отверстие из первоначального положения у корня полового члена как бы передвигается на дистальный его конец. Место сращения уретрального желобка сохраняется в виде шва полового члена. Половые валики растут, сближаются и срастаются по средней линии, образуя мошонку.

При развитии женской особи половой бугорок растет слабо и превращается в клитор, а половые складки превращаются в малые половые губы. Дистальная часть мочеполовой борозды становится более широкой и превращается в преддверие влагалища, куда открываются женский мочеиспускательный канал и влагалище. Половые валики растут, из них образуются большие половые губы. Происхождение половых органов представлено в табл. 37.

Мочепрямокишечная перегородка, разделяющая клоаку на мочеполовой синус и прямую кишку, разрастается в каудальном направлении, достигая клоачной пластинки, которая тем самым подразделяется на переднюю часть – мочеполовую пластинку – и заднюю часть – заднепроходную пластинку, которые, каждая самостоятельно, прорываются. В результате образуются отверстия заднего прохода и мочеполовое, вокруг

Рис. 200. *Схема развития мужских (I) и женских (II) наружных половых органов:*
А – индифферентная стадия (эмбрион 7 недель): 1 – половой бугорок; 2 – половая складка; 3 – половой валик; 4 – хвост; 5 – задний проход; 6 – мочеполовой синус;
Б – эмбрион 12 недель: I. 1 – головка полового члена; 2 – мочеиспускательная борозда; 3 – мошонка; 4 – шов мошонки; II. 1 – головка клитора; 2 – большая половая губа; 3 – наружное отверстие мочеиспускательного канала; 4 – малая половая железа; 5 – девственная плева; 6 – отверстие влагалища;
В – плод 9 месяцев: I. 1 – головка полового члена; 2 – шов мочеиспускательного канала; 3 – мошонка; 4 – шов мошонки; II. 1 – головка клитора; 2 – большая половая железа; 3 – наружное отверстие мочеиспускательного канала; 4 – малая половая железа; 5 – девственная плева; 6 – отверстие влагалища

которых из мезодермы, вросшей в толщу анальной и мочеполовой пластинок, образуются мышечные волокна: вначале сфинктеры, а затем мышца, поднимающая задний проход, и остальные мышцы, составляющие основу мочеполовой диафрагмы.

Таблица 37

Источники развития мужских и женских половых органов

Исходная форма		Мужская особь	Женская особь
Индифферентная половая железа		Яичко	Яичник
Мезонефрос (первичная почка, вольфово тело)	Краниальный отдел	Выносящие канальцы яичка. Привесок придатка яичка	Придаток яичника
	Каудальный отдел	Проток привеска яичка	Околояичник
Проток мезонефроса (вольфов проток)		Проток придатка яичка, семявыносящий проток, семенной пузырек, семявыбрасывающий проток	Продольный проток придатка яичника (гартнеров проток)
Парамезонефральный проток (мюллеров проток)		Привесок яичка, предстательная (мужская) маточка	Маточная труба, матка, влагалище
Направляющая связка		Направляющая связка (в эмбриогенезе)	Собственная связка яичника, круглая связка матки
Мочеполовая пазуха (синус)		Предстательная часть мужского мочеиспускательного канала	Преддверие влагалища
Половой бугорок		Пещеристые тела полового члена	Клитор
Половые складки		Губчатое тело полового члена	Малые половые губы
Половые валики		Мошонка (частично)	Большие половые губы

ГАМЕТОГЕНЕЗ

Половые клетки, слияние которых дает новый организм, объединяют термином *гаметы*. Женская гамета называется *яйцеклеткой*, мужская – *сперматозоидом*. Все остальные клетки, не принимающие непосредственного участия в образовании гамет, получили название *соматических клеток*.

Гаметогенез – широкий термин, который обозначает поэтапное «сотворение» высокоспециализированных клеток, способных дать начало новому организму. Обычно гаметогенез делят на четыре стадии (Б. Карлсон, 1983):

1) образование первичных половых клеток (ППК) и миграция их в гонады;

2) размножение половых клеток в гонадах путем митоза;

3) уменьшение числа хромосом в каждой клетке в два раза в результате мейоза;

4) окончательное созревание и дифференцировка гамет, превращение их в сперматозоиды и яйцеклетки, которые способны оплодотворять или быть оплодотворенными.

Согласно современным представлениям, *первичные половые клетки* впервые можно обнаружить среди эндодермальных клеток желточного мешка с третьей недели беременности. Они отличаются от других крупным размером, прозрачной цитоплазмой и рядом гистохимических и иммунологических особенностей. На пятой неделе путем амебоидного движения они мигрируют в область зачатка гонад, не содержавших до этого момента собственно половых клеток. Существует мнение (Б. Карлсон, 1983), что первичные половые клетки, не достигшие гонад, но оставшиеся живыми в нетипичном месте, могут перерождаться в *тератомы* – необычные опухоли, которые содержат участки высокодифференцированных тканей, иногда даже зубы и волосы.

Гонады зародыша вначале содержат относительно небольшое число заселивших их первичных половых клеток. Но попав в гонады, половые клетки начинают энергично делиться, и их численность резко увеличивается. Клетки делятся *митотически*. Митоз обеспечивает передачу двум дочерним клеткам совершенно одинаковых наборов хромосом, содержащих наследственную информацию. Митотически делящиеся женские половые клетки называют *оогониями*, а соответствующие мужские – *сперматогониями*.

Характер митотической активности половых клеток в мужских и женских гонадах сильно различается. Активное митотическое деление половых клеток у плодов женского пола наблюдается со второго по пятый месяц внутриутробного развития. Их число увеличивается с нескольких тысяч до 7 млн. К началу седьмого месяца часть оогоний перестает делиться митотически и входит в профазу первого деления *мейоза*, остальные подвергаются дегенерации – *атрезии*. На этом заканчивается пролиферативная стадия развития половых клеток у девочек. У плодов мужского пола сперматогонии развиваются из первичных половых клеток, мигрирующих в семенники. На ранних стадиях эмбрионального развития после достижения половой зрелости сперматогонии начинают быстро размножаться митотически, при этом часть их потомков становятся стволовыми, т.е. сохраняют способность к непрерывным неограниченным делениям, другие сперматогонии проходят ограниченное число последовательных митозов, после чего приступают к мейозу. Этот процесс продолжается в течение всего времени, пока у мужчины происходит сперматогенез, что может длиться до глубокой старости. Сперматогонии составляют стволовой пул половых клеток, которые периодически переходят в митоз и образуют клон синхронно развивающихся мужских гамет (половых клеток). Конечной стадией этого процесса являются зрелые сперматозоиды.

Одно из основных условий, необходимых для сохранения вида при наличии полового процесса, – это

сохранение постоянного числа хромосом из поколения в поколение. Это обеспечивает **мейоз** – тип клеточного деления, при котором происходит уменьшение (редукция) числа хромосом вдвое: из *диплоидного (2n)* в *гаплоидный (1n)*. Вместе с тем именно благодаря мейозу создаются новые комбинации генетического материала путем различных сочетаний материнских и отцовских генов. Необходимо помнить, что геном каждой клетки состоит наполовину из отцовских, наполовину из материнских хромосом: 46 хромосом каждого человека объединяются в 23 пары *гомологичных хромосом*, в каждой из которых одна хромосома отцовская, другая – материнская. Гомологичные хромосомы в паре одинаковы по размеру, по форме, в одинаковых участках содержат гены, определяющие одинаковые признаки организма, но конкретные формы этих генов (аллели) могут быть различными. Взаимодействие аллельных генов (полное и неполное доминирование, полимерия, эпистаз и др.) определяет проявление признаков.

СПЕРМАТОГЕНЕЗ

Сперматогонии, лежащие непосредственно на базальной мембране извитых семенных канальцев, проходят несколько последовательных стадий митотического деления. Общее количество сперматогоний в яичке человека составляет около 1 млрд. Различают две основные категории сперматогоний: А и В.

Некоторые сперматогонии А, которые делятся митотически, остаются стволовыми, т. е. сохраняют способность к делению и поддерживают свою популяцию. Остальные дифференцируются в сперматогонии В, которые делятся митотически, дифференцируются в сперматоциты первого порядка и вступают в мейоз. Сперматогонии В не всегда располагаются на базальной мембране. Они отличаются от сперматогоний А своими округлыми ядрами, содержащими конденсированный хроматин, располагающийся либо вблизи нуклеолеммы,

либо вблизи ядрышка. В их цитоплазме содержатся свободные рибосомы, митохондрии, достаточно хорошо выраженный комплекс Гольджи, гранулярный эндоплазматический ретикулум.

Сперматоциты первого порядка, или первичные сперматоциты, соединены между собой межулеточными мостиками, которые остаются при митозе сперматогоний А благодаря неполному разделению клеток. Последующие поколения клеток также остаются соединенными между собой, в результате чего образуется синцитий, клетки которого составляют клон. Клетки синцития делятся синхронно, лишь единичные клетки не делятся.

В результате мейоза I образуются две дочерние клетки *сперматоциты второго порядка*, каждая из которых содержит гаплоидный набор (23) d-хромосом (d-хромосома – хромосома после репликации ДНК, которая состоит из двух дочерних молекул ДНК). Вторичные сперматоциты расположены ближе к просвету канальца. В мейозе II образуются две сперматиды. Таким образом, в результате деления одной сперматогонии образуются четыре сперматиды, каждая из которых обладает гаплоидным набором хромосом (рис. 201).

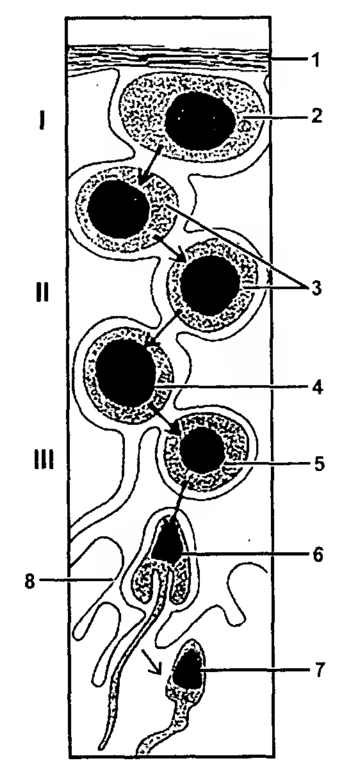


Рис. 201. *Схема сперматогенеза:*
I – мейоз; II – первое деление мейоза; III – второе деление мейоза; 1 – базальная мемрана; 2 – сперматогоний; 3 – сперматоцит 1-го порядка; 4 – сперматоцит 2-го порядка; 5 – сперматида; 6 – дифференцирующаяся сперматида; 7 – спермий в просвете канальца; 8 – клетка Сертоли (по Б. Албертсу и соавт.)

Сперматида – мелкая клетка округлой формы с крупным ядром, которое впоследствии приобретает овоидную форму и располагается эксцентрично (ближе к стенке канальца). В ядре хроматин находится в виде рыхлой сети. В цитоплазме много мелких округлых митохондрий с электронно-прозрачным ядром, расположенных вдоль цитолеммы, большое количество свободных рибосом, элементов гладкого эндоплазматического ретикулума, выраженный комплекс Гольджи, расположенный над ядром, две центриоли.

Следует еще раз подчеркнуть, что в процессе синхронного развития одного клона сперматогенных клеток от сперматогоний до сперматид клетки соединены между собой межклеточными мостиками толщиной 1 – 2 мкм.

В ходе сложного процесса спермиогенеза сперматиды дифференцируются в зрелые сперматозоиды. Дифференцирующие сперматиды лежат в углублениях плазматической мембраны клеток Сертоли. При спермиогенезе область ядра, обращенная к стенке семенного канальца, постепенно вытягивается и заостряется. Комплекс Гольджи формирует гранулы, которые сливаются между собой, образуя акросомальную гранулу (акробласт), контактирующую с апикальной частью ядра. Одновременно гиперплазирующиеся мешочки комплекса Гольджи окружают акросомальную гранулу, в результате чего образуется акросома, содержащая протеолитические ферменты (в основном гиалуронидазу и трипсиноподобный акрозин), которые при контакте с яйцеклеткой разрушают ее прозрачную зону. При отсутствии или недоразвитии акросомы сперматозоид теряет способность оплодотворять яйцеклетку. В процессе сперматогенеза существенно уменьшается количество цитоплазмы формирующегося сперматозоида. Большая часть ее образует остаточное тельце, которое отделяется от клетки и фагоцитируется сустентоцитом. Меньшая часть цитоплазмы покрывает тонким слоем ядро, связующую,

промежуточную и не полностью главную части сперматозоида. Разделение клеток одного клона происходит на последних этапах формирования сперматозоидов, которые отделяются от клеток Сертоли и попадают в просвет канальца, где находится жидкость, вырабатываемая клетками Сертоли.

Сложный процесс сперматогенеза регулируется гормонами. После полового созревания гипоталамус (см. раздел «Эндокринный аппарат») начинает выделять гонадотропный рилизинг гормон, под влиянием которого гипофиз секретирует фолликулостимулирующий (ФСГ) и лютеинизирующий (ЛГ) гормоны, воздействующие на клетки Лейдига. Последние выделяют большое количество тестостерона. Под влиянием клеток фолликулостимулирующего гормона гипофиза клетки Сертоли синтезируют андрогенсвязывающий белок (АСБ), который переносит мужские половые гормоны к сперматогенным клеткам.

ООГЕНЕЗ

Первичные женские половые клетки – оогонии (*греч.* oon – яйцо, gone – рождение) – попадают в яичник из энтодермы желточного мешка. В отличие от мужских половых клеток, **период размножения** женских протекает во внутриутробном периоде, в результате чего образуются *примордиальные фолликулы,* расположенные в корковом веществе яичника, вблизи его поверхности. Каждый из них содержит примордиальную женскую половую клетку – оогонию, покрытую одним слоем плоских клеток фолликулярного эпителия, клетки которого на ранних стадиях не отличаются от стромальных. В конце 3-го месяца внутриутробного развития оогонии после многократного митотического деления превращаются в *ооциты первого порядка (первичные ооциты),* которые остаются в этом состоянии вплоть до периода полового созревания.

Первичный фолликул представляет собой первичный ооцит диаметром 25 – 30 мкм, покрытый двумя (и более) слоями фолликулярных эпителиоцитов. Лежащие вокруг клетки стромы располагаются концентрически. Впоследствии они формируют теку фолликула. В пубертатный период и у половозрелой женщины обычно циклически созревает один фолликул, однако несколько первичных фолликулов превращаются во вторичные. *Вторичный фолликул* представляет собой растущий первичный ооцит, покрытый несколькими слоями фолликулярных эпителиоцитов, образовавшихся благодаря их митотическому делению. Вокруг цитолеммы ооцита формируется *прозрачная оболочка* (зона) за счет секреции гликозаминогликанов и мукопротеинов фолликулярными эпителиоцитами и самим ооцитом. Прозрачная оболочка зрелого фолликула имеет толщину 5 – 10 мкм и представляет собой мелкозернистый слой, отделяющий ооцит от клеток фолликулярного эпителия. Одновременно соединительная ткань, окружающая фолликул, образует его теку (*греч.* theca – ячейка).

В период активного роста вторичный фолликул превращается в *третичный*, или *пузырчатый (везикулярный), фолликул,* который представляет собой ооцит, покрытый прозрачной оболочкой и множеством фолликулярных эпителиоцитов, между которыми имеется полость *(фолликулярная пещера),* заполненная фолликулярной жидкостью (рис. 202, см. рис. 196). Вокруг прозрачной зоны расположен один слой фолликулярных клеток, образующих *лучистый венец.* Фолликулярные клетки, отделенные от последнего фолликулярной жидкостью пещеры, образуют *зернистый слой,* в клетках которого обнаруживают различные стадии митоза. Фолликул окружен сформированной текой. Накапливающаяся фолликулярная жидкость оттесняет окруженный фолликулярными клетками ооцит в сторону. В период большого роста происходят интенсивный рост цитоплазмы и ядра ооцита и накопление в цитоплазме

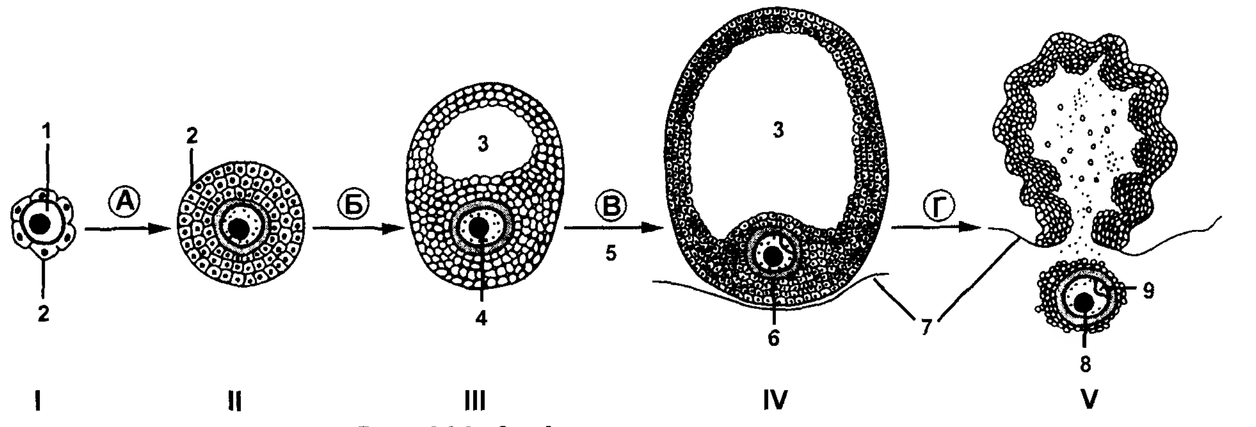


Рис. 202. *Стадии развития ооцита человека.*

Здесь схематически показаны стадии развития ооцита у человека:

А. До рождения небольшая доля примордиальных фолликулов последовательно начинает расти, и эти фолликулы называют теперь развивающимися. Б. После какого-то периода непрерывного роста некоторые из развивающихся фолликулов накапливают жидкость, превращаясь в антральные фолликулы. В. С наступлением половой зрелости раз в месяц волна выделяемого гипофизом лютеинизирующего гормона (ЛГ) побуждает один антральный фолликул к созреванию: ооцит первого порядка, находящийся в этом фолликуле, завершает первое деление мейоза, образуя полярное тельце и превращаясь в ооцит второго порядка. Г. Ооцит второго порядка вместе с полярным тельцем и частью окружающих фолликулярных клеток освобождается в тот момент, когда фолликул разрывается на поверхности яичника. Ооцит второго порядка претерпевает второе деление мейоза только в том случае, если он будет оплодотворен.

I – примордиальный фолликул; II – развивающийся фолликул; III – антральный фолликул; IV – большой антральный фолликул (Граафов пузырек); V – прорвавшийся фолликул; 1 – ооцит первого порядка, остановившийся в профазе I; 2 – фолликулярные клетки; 3 – полость; 4 – ооцит первого порядка; 5 – подъем уровня ЛГ; 6 – ооцит первого порядка завершает первое деление мейоза, превращаясь в ооцит второго порядка; 7 – поверхность яичника; 8 – ооцит второго порядка; 9 – 1-е полярное тельце (по Б. Албертсу и соавт.)

РНК и желтка. *Зрелый пузырчатый фолликул (граафов пузырек)*, достигающий в диаметре 1 см, покрыт соединительнотканной оболочкой *(текой) фолликула*, в которой выделяют *наружную теку*, образованную плотной соединительной тканью, и *внутреннюю*, богатую кровеносными и лимфатическими капиллярами. К внутренней оболочке прилежит *зернистый слой*. В одном участке этот слой утолщен, здесь находится *яйценосный холмик*, в котором залегает *яйцеклетка – ооцит*, окруженный *прозрачной зоной* и *лучистым венцом*. Внутри зрелого фолликула яичника имеется полость, содержащая фолликулярную жидкость. В период созревания первичный ооцит проходит стадию мейоза 1, в результате чего образуются крупный вторичный ооцит, обладающий гаплоидным набором d-хромосом и большей частью желтка, и маленькое полярное тельце, обладающее аналогичным набором хромосом. Цитолемма ооцита образует множество микроворсинок, прободающих прозрачную зону и контактирующих с фолликулярными клетками лучистого венца. Фолликулярные эпителиоциты во время созревания фолликула обладают высокой митотической активностью. Клетки лучистого венца имеют множество микроворсинок, часть из них прободает прозрачную зону и контактирует с цитолеммой ооцита. Фолликулярные эпителиоциты продуцируют эстрогены. Базальная мембрана у человека более толстая (1 – 2 мкм), она отделяет фолликул от внутренней теки, клетки которой *(текальные эндокриноциты)*, согласно современным воззрениям, продуцируют эстрогены. Впоследствии они трансформируются в *текалютеоциты желтого тела*. Следует подчеркнуть, что женская половая клетка во время оогенеза, подобно мужским, защищена от вредных воздействий гематофолликулярным барьером, образованным толстой базальной мембраной, фолликулярными клетками и **прозрачной оболочкой.** Фолликулярные клетки соединены между собой и с ооцитом многочисленными нексусами.

После созревания пузырек, находящийся непосредственно под покровным эпителием яичника и даже приподнимающий его, разрывается. *Яйцеклетка (вторичный ооцит)*, окруженная блестящей оболочкой и фолликулярными клетками, входит в свободную брюшную полость (овуляция), откуда попадает в маточную трубу. В обоих яичниках новорожденной девочки около 2 млн ооцитов первого порядка. К началу полового созревания в яичниках остается около 300 тыс. первичных ооцитов, большинство из которых также гибнет в течение периода половой зрелости. У женщины созревает лишь 300 – 400 яйцеклеток.

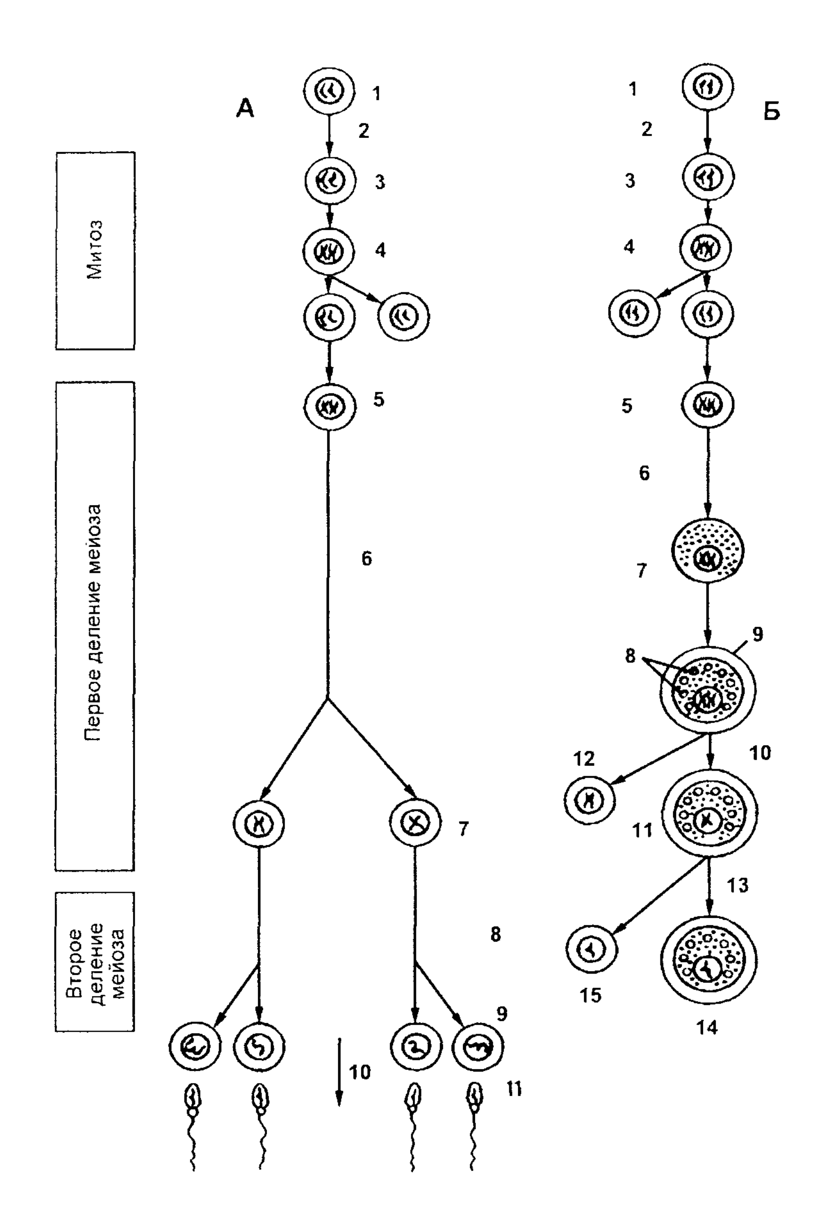
Созревание ооцитов приостанавливается на стадии метафазы-II мейотического деления. Уже в просвете трубы после оплодотворения завершается мейоз, в результате чего образуется яйцеклетка, обладающая гаплоидным набором s-хромосом.

Несмотря на принципиальное сходство генетических процессов при сперматогенезе и оогенезе, между ними существуют значительные различия. На рис. 203 показан ряд параллелей между двумя этими процессами.

Во-первых, это касается продолжительности периода митотического размножения сперматогоний, что отмечено выше.

Во-вторых, у индивидуумов женского пола первое деление мейоза начинается в период внутриутробного

Рис. 203. *Различные стадии сперматo- и оогенеза:*
А – сперматогенез: 1 – первичная половая клетка; 2 – перемещение первичной половой клетки в гонаду; 3 – сперматогония; 4 – митоз «диплоидной» сперматогонии; 5 – сперматоцит первого порядка; 6 – первое деление мейоза (мейоз I); 7 – сперматоцит второго порядка; 8 – второе деление мейоза (мейоз II); 9 – сперматида; 10 – дифференцировка сперматид; 11 – зрелый сперматозоид;
Б – оогенез: 1 – первичная половая клетка; 2 – перемещение первичной половой клетки в гонаду; 3 – оогония; 4 – митоз «диплоидной» оогонии; 5 – ооцит первого порядка; 6 – первое деление мейоза (мейоз I) с остановкой в профазе; 7, 8 – созревание ооцита первого порядка; 9 – кортикальные гранулы; 10 – завершение мейоза; 11 – ооцит второго порядка; 12 – первое полярное тельце; 13 – второе деление мейоза (мейоз II); 14 – второе полярное тельце; 15 – зрелая яйцеклетка


А
Б
Митоз
Первое деление мейоза
Второе деление мейоза
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15

развития, впервые завершается к моменту полового созревания, а в последний – накануне менопаузы. У мальчиков мейоз начинается только с достижением половой зрелости и сохраняется в течение всей половой зрелости мужчины.

В-третьих, образование зрелых половых клеток у женщин происходит циклически с периодом примерно 28 дней, в то время как у мужчин это происходит непрерывно.

В-четвертых, в отличие от сперматогоний, каждая из которых в результате мейоза дает четыре функционально полноценных сперматозоида, из оогонии получается только одна яйцеклетка. После первого деления мейоза в одну дочернюю клетку отходит бóльшая часть цитоплазмы, а во вторую, называемую *направительным тельцем*, малая. Аналогично происходит во время второго деления мейоза. Направительные тельца дегенерируют.

В-пятых, мужская и женская половые клетки сильно отличаются по строению и функции: сперматозоид – маленькая подвижная клетка, очень богатая митохондриями, которые снабжают его энергией для движения, в то время как яйцеклетка – самая большая клетка человеческого организма (диаметр 150 – 200 мкм), содержащая не только значительные запасы питательных веществ, но и матричные РНК, которые будут использоваться на ранних стадиях развития зародыша. Яйцеклетка окружена питающими ее фолликулярными клетками и образует специализированную структуру – фолликул (граафов пузырек).

➲ Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Опишите основные этапы сперматогенеза.
2. Каковы основные этапы оогенеза?
3. Проведите сравнительный анализ сперматои оогенеза.

СЕРДЕЧНО-СОСУДИСТАЯ СИСТЕМА

Жизнедеятельность организма возможна лишь при условии доставки каждой клетке питательных веществ, кислорода, воды и удаления выделяемых клеткой продуктов обмена веществ. Эту задачу выполняет сосудистая система, представляющая собой систему трубок, содержащих кровь и лимфу, и сердце – центральный орган, обусловливающий движения этой жидкости.

КРОВЕНОСНАЯ СИСТЕМА

Сердце и кровеносные сосуды образуют замкнутую систему, по которой кровь движется благодаря сокращениям сердечной мышцы и гладких миоцитов стенок сосудов. Кровеносные сосуды представлены артериями, несущими кровь от сердца, венами, по которым кровь течет к сердцу, и микроциркуляторным руслом, состоящим из артериол, капилляров и венул. Кровеносные сосуды отсутствуют лишь в эпителиальном покрове кожи и слизистых оболочек, в волосах, ногтях, роговице глаз и суставных хрящах.

Стенка **артерии** состоит из трех оболочек: внутренней, средней и наружной. *Внутренняя оболочка* образована эндотелием, который выстилает просвет сосуда, подэндотелиальным слоем и внутренней эластической мембраной. *Средняя оболочка* артерии состоит из расположенных спирально гладких миоцитов, между которыми проходит небольшое количество коллагеновых и эластических волокон, и наружной эластической мембраны, образованной продольными толстыми переплетающимися волокнами. *Наружная оболочка* образована рыхлой волокнистой соединительной тканью, содержащей эластические и коллагеновые волокна, в ней проходят кровеносные сосуды и нервы (рис. 204).

В зависимости от развития различных слоев стенки артерии подразделяются на сосуды мышечного

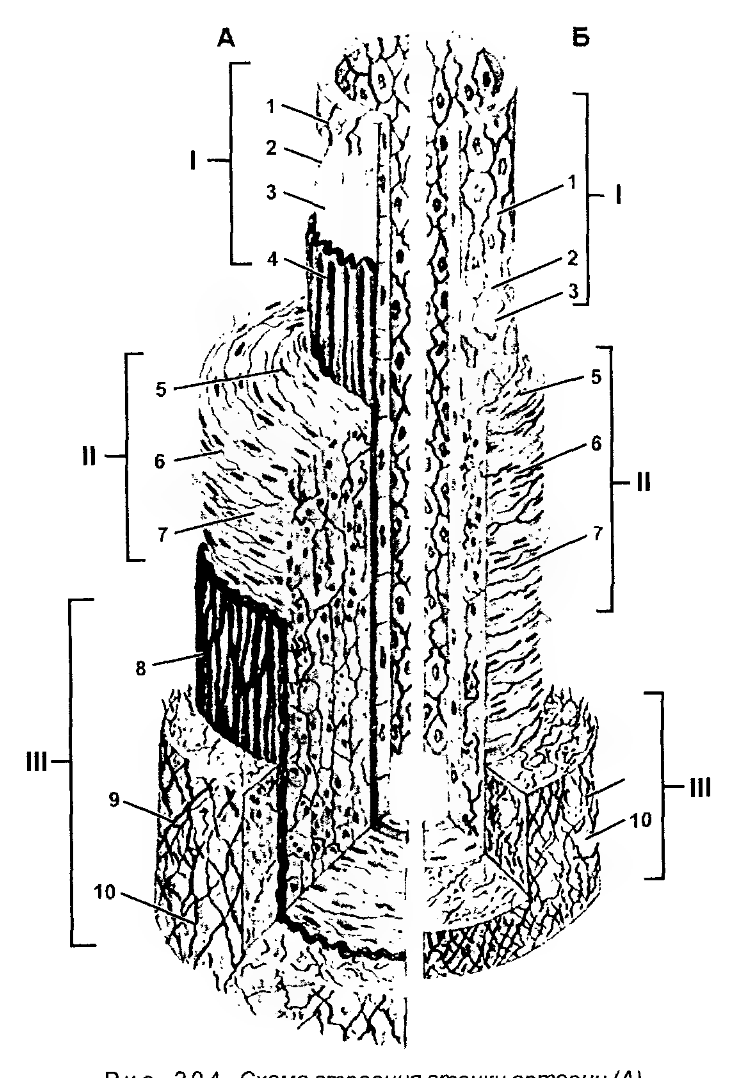


Рис. 204. *Схема строения стенки артерии (А) и вены (Б) мышечного типа среднего калибра:*
I – внутренняя оболочка: 1 – эндотелий; 2 – базальная мембрана; 3 – подэндотелиальный слой; 4 – внутренняя эластическая мембрана; II – средняя оболочка: 5 – гладкие мышечные клетки; 6 – эластические волокна; 7 – коллагеновые волокна; III – наружная оболочка: 8 – наружная эластическая мембрана; 9 – волокнистая (рыхлая) соединительная ткань; 10 – кровеносные сосуды (по В. Г. Елисееву и др., 1970)

(преобладают), смешанного (мышечно-эластического) и эластического типов. В стенке *артерий мышечного типа* хорошо развита средняя оболочка. Миоциты и эластические волокна располагаются в ней по типу пружины. Миоциты средней оболочки стенки артерий мышечного типа своими сокращениями регулируют приток крови к органам и тканям. По мере уменьшения диаметра артерий все оболочки стенки артерий истончаются. Наиболее тонкие артерии мышечного типа – артериолы, имеющие диаметр менее 100 мкм, – переходят в капилляры.

К *артериям смешанного типа* относятся такие артерии, как сонная и подключичная. В средней оболочке их стенки примерно равное количество эластических волокон и миоцитов, появляются окончатые эластические мембраны. К *артериям эластического типа* относятся аорта и легочный ствол, в которые кровь поступает под большим давлением и с большой скоростью из сердца. Средняя оболочка образована концентрическими эластическими окончатыми мембранами, между которыми залегают миоциты.

Дистальная часть сердечно-сосудистой системы – **микроциркуляторное русло.** Оно является путем местного кровотока, где обеспечивается взаимодействие крови и тканей. Микроциркуляторное русло (рис. 205) начинается самым мелким артериальным сосудом – *артериолой* и заканчивается *венулой*. Стенка артериолы содержит лишь



Рис. 205. *Микроциркулярное русло*

один ряд миоцитов. От артериол отходят прекапилляры и истинные *капилляры*, у начала которых находятся гладкомышечные прекапиллярные сфинктеры, регулирующие кровоток. Истинные капилляры вливаются в посткапилляры (посткапиллярные венулы). Посткапилляры образуются из слияния двух или нескольких капилляров. По мере слияния посткапилляров образуются венулы. Их калибр широко варьирует и в обычных условиях равен 25 – 50 мкм. Венулы вливаются в вены. К микроциркуляторному руслу относятся также и лимфатические капилляры.

Наиболее важный отдел кровеносной системы – это капилляры, именно они осуществляют обмен веществ и газообмен. Общая обменная поверхность капилляров взрослого человека достигает 1000 м^2. Кровеносные **капилляры** имеют стенки, образованные одним слоем уплощенных эндотелиальных клеток – эндотелиоцитов, сплошной или прерывистой базальной мембраной и редкими удлиненными перикапиллярными клетками, перицитами (рис. 206). Перициты (клетки Руже) представляют собой удлиненные многоотростчатые клетки, расположенные вдоль длинной оси капилляра. Их отростки прободают базальный слой и подходят к эндотелиоцитам. Следует подчеркнуть, что каждый эндотелиоцит контактирует с отростками перицитов. В свою очередь, к каждому перициту подходит окончание аксона симпатического нейрона, которое как бы инвагинируется в его плазмалемму, образуя синапсоподобную структуру для передачи нервных импульсов. Перицит передает эндотелиальной клетке импульс, в результате чего она набухает или теряет жидкость. Это и приводит к периодическим изменениям просвета капилляра. Цитоплазма эндотелиальных клеток может иметь поры, или фенестры (пористый эндотелиоцит). Базальный слой может быть сплошным, отсутствовать или быть пористым.

Посткапиллярные венулы диаметром 8 – 30 мкм, являющиеся конечным звеном микроциркуляторного

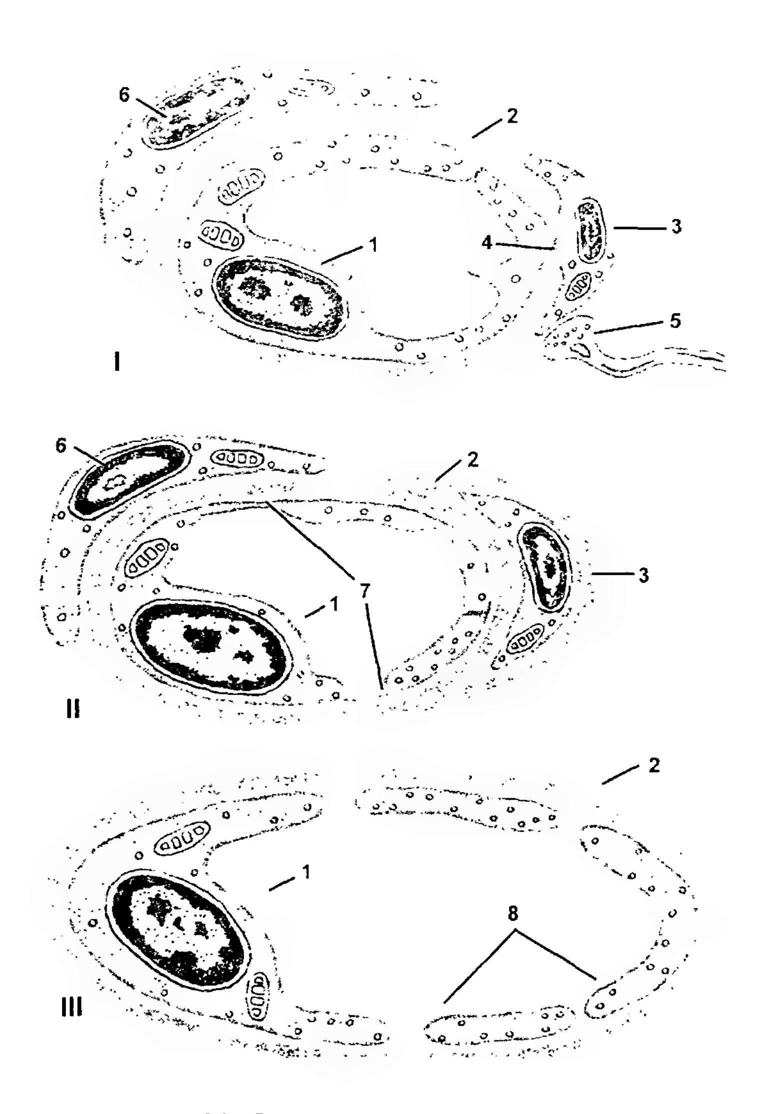


Рис. 206. *Строение капилляров трех типов:*
I – капилляр с непрерывной эндотелиальной клеткой и базальной мембраной; II – капилляр с фенестрированным эндотелием и непрерывной базальной мембраной; III – синусоидный капилляр с щелевидными отверстиями в эндотелии и прерывистой базальной мембраной; 1 – эндотелиоцит; 2 – базальная мембрана; 3 – перицит; 4 – контакт перицита с эндотелиоцитом; 5 – окончание нервного волокна; 6 – адвентициальная клетка; 7 – фенестры; 8 – щели (поры) (по В. Г. Елисееву и др.)

русла, впадают в собирательные венулы (диаметром 50 – 100 мкм), от них кровь оттекает в мелкие собирательные вены (диаметром 100 – 300 мкм), которые, сливаясь между собой, укрупняются.

Стенка **вены** также состоит из трех оболочек. Различают два типа вен – мышечный и безмышечный. В стенках *безмышечных вен* отсутствуют гладкие мышечные клетки (например, вены твердой и мягкой мозговой оболочек, сетчатки глаз, костей, селезенки и плаценты). Они плотно сращены со стенками органов и поэтому не спадаются. В стенках *вен мышечного типа* имеются гладкие мышечные клетки. На внутренней оболочке большинства средних и некоторых крупных вен имеются клапаны, которые пропускают кровь лишь в направлении к сердцу, препятствуя обратному току крови в венах и тем самым предохраняя сердце от излишней затраты энергии на преодоление колебательных движений крови, постоянно возникающих в венах. Вены верхней половины тела не имеют клапанов.

Общее количество вен больше, чем артерий, а общая величина венозного русла превосходит артериальное. Скорость кровотока в венах меньше, чем в артериях, в венах туловища и нижних конечностей кровь течет против силы тяжести.

СЕРДЦЕ

Сердце, расположенное асимметрично в средостении, представляет собой полый мышечный орган, разделенный внутри на четыре полости: правое и левое предсердия и правый и левый желудочки (рис. 207). Предсердия разделены межпредсердной, желудочки – межжелудочковой перегородками. Размеры сердца здорового человека коррелируют с величиной его тела, а также зависят от интенсивности физической нагрузки и обмена веществ. Средняя масса сердца у женщин 250 г, у мужчин 300 г.

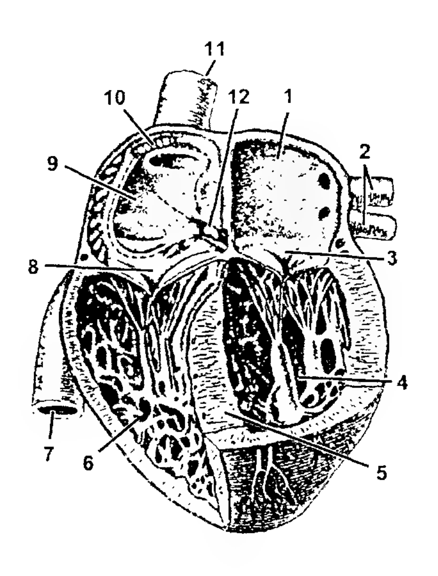


Рис. 207. *Вскрытое сердце человека:*
1 – левое предсердие; 2 – легочные вены (показаны лишь две); 3 – левый предсердно-желудочковый клапан (двухстворчатый); 4 – левый желудочек; 5 – межжелудочковая перегородка; 6 – правый желудочек; 7 – нижняя полая вена; 8 – правый предсердно-желудочковый клапан; 9 – правое предсердие; 10 – синусно-предсердный узел; 11 – верхняя полая вена; 12 – предсердно-желудочковый узел

Правое предсердие кубической формы, в него впадают верхняя и нижняя полые вены и венечный синус сердца. Кпереди и вправо полость предсердия продолжается в *правое ушко*. Кровь из правого предсердия при его сокращении поступает в правый желудочек через *правое предсердно-желудочное отверстие*, по краю которого расположен *предсердно-желудочковый (атриовентрикулярный) трехстворчатый клапан*, состоящий из трех створок, образованных складками эндокарда и покрытых эндотелием. От свободных краев створок начинаются *сухожильные хорды*, прикрепленные концами к трем *сосочковым мышцам*, расположенным на внутренней поверхности правого желудочка. Эти мышцы вместе с сухожильными хордами удерживают клапаны и при сокращении (систоле) желудочка препятствуют обратному току крови в предсердие. Передневерхний отдел желудочка продолжается в *легочный ствол*.

При сокращении желудочка кровь выталкивается в легочный ствол через *отверстие легочного ствола*, в области которого находится одноименный *клапан*. Клапан состоит из трех полулунных заслонок, свободно пропускающих кровь из желудочка в легочный

ствол. Соприкасаясь своими концами, они, подобно наполненным карманам, закрывают отверстие и препятствуют обратному току крови. Это происходит после опорожнения желудочка.

В левое предсердие открываются четыре *легочные вены* (по две с каждой стороны), кпереди и влево выпячивается *левое ушко*. Левый желудочек имеет форму конуса, его миокард в 2 – 3 раза толще, чем у правого желудочка. Это связано с большой работой, производимой левым желудочком. Из полости левого предсердия в левый желудочек ведет левое *предсердно-желудочковое отверстие* овальной формы, снабженное *левым предсердно-желудочковым (атриовентрикулярным) двухстворчатым клапаном (митральным)*. Из желудочка кровь направляется в *отверстие аорты*, снабженное *клапаном*, состоящим из трех полулунных заслонок, имеющих такое же строение, как и клапан легочного ствола. На внутренней поверхности левого желудочка, подобно правому, имеются две *сосочковые мышцы*, от которых отходят тонкие *сухожильные хорды*, прикрепляющиеся к створкам левого предсердно-желудочкового клапана.

Стенка сердца состоит из трех слоев: наружного, или эпикарда, среднего – миокарда, внутреннего – эндокарда. Эпикард, представляющий собой висцентральную пластину серозного перикарда, окутывает сердце, начальные отделы легочного ствола и аорты, конечные отделы полых вен.

Эндокард, покрытый эндотелием, выстилает изнутри камеры сердца и его клапаны. Преобладающая часть сердечной стенки – миокард, т. е. мышечный слой, образованный сердечной исчерченной (поперечнополосатой) мышечной тканью. В отличие от поперечнополосатых скелетных мышечных волокон, *сердечные миоциты (кардиомиоциты)* почти прямоугольной формы, имеют одно-два овальных ядра, лежащих в центре; миофибриллы расположены на периферии строго прямолинейно. Характерны контакты двух соседних

кардиомиоцитов в виде темных полосок, вставочных дисков, которые активно участвуют в передаче возбуждения от клетки к клетке. С помощью дисков кардиомиоциты соединяются друг с другом. Миокард предсердий и желудочков разобщен, что создает возможность отдельного их сокращения.

Последовательное сокращение и расслабление различных отделов сердца связано с его строением и наличием проводящей системы, по которой распространяется импульс (рис. 208). Проводящая предсердно-желудочковая система сердца состоит из синусно-предсердного узла (Киса-Флака), который является водителем ритма (пейсмекером), предсердно-желудочкового узла (Ашоффа-Тавара), предсердно-желудочкового пучка (пучка Гиса), его ножек и разветвлений (волокна Пуркинье). Проводящая система образована сердечными проводящими волокнами, богато иннервируемыми нервами вегетативной нервной системы. Предсердия связаны между собой синусно-предсердным узлом, а предсердия и желудочки – предсердно-желудочковым пучком.

Две артерии, *правая и левая венечные*, ветви которых широко анастомозируют между собой, снабжают сердце кровью. Они разветвляются до капилляров во всех трех оболочках стенки сердца. Кровь собирается в *сердечные вены*, далее – венозный синус, который непосредственно вливается в правое предсердие.

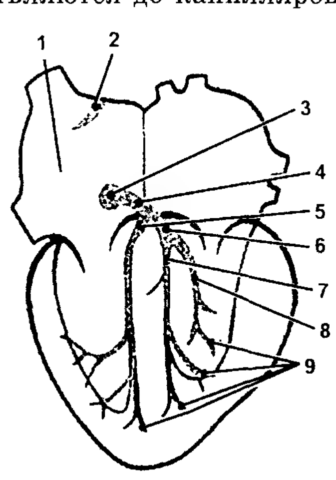


Рис. 208. *Схема расположения водителя ритма (пейсмекера) и проводящей системы сердца:*
1 – правое предсердие;
2 – синусно-предсердный узел;
3 – атриовентикулярный узел;
4 – пучок Гиса; 5 – правая ножка;
6 – левая ножка; 7 – передняя ветвь;
8 – задняя ветвь; 9 – волокна Пуркинье

П е р и к а р д – это замкнутый мешок, в котором различают два слоя: наружный – фиброзный перикард и внутренний – серозный перикард, который, в свою очередь, делится на два листка: висцеральный, или эпикард, и париетальный, сращенный с внутренней поверхностью серозного перикарда, выстилающий его изнутри. Между висцеральным и париетальным листками находится щелевидная *перикардиальная полость*, содержащая небольшое количество серозной жидкости, которая смачивает обращенные друг к другу поверхности серозных листков, покрытых мезотелием. На крупных сосудах вблизи сердца висцеральный и периетальный листки переходят непосредственно один в другой.

В возрасте 30 – 40 лет в миокарде обычно начинается некоторое увеличение количества соединительной ткани, в ней появляются жировые клетки. По мере старения человека жировая ткань накапливается под эпикардом, происходит утолщение эндокарда. Эти изменения могут быть в значительной мере замедлены или даже предотвращены благодаря регулярной физической нагрузке и правильному питанию.

Развитие мускулатуры тела влияет на величину сердца. Так, величина и масса сердца у лиц, занятых физическим трудом, и у спортсменов больше, чем у представителей умственного труда. Причем виды спорта, при которых физическое напряжение носит продолжительный характер (например, велосипед, гребля, марафонский бег, лыжи), приводят к гипертрофии миокарда и увеличению размеров сердца. Бег, плавание, бег на небольшие дистанции, бокс, легкая атлетика, футбол и некоторые другие виды спорта приводят к менее выраженному увеличению мышц сердца.

Функции сердца

Автоматизм (*греч.* automatos – самодействующий, самопроизвольный) **сердца**. Миокард, являясь мышечной тканью, обладает свойствами возбудимости,

проводимости и сократимости. Как мы писали выше, проводящая система сердца обеспечивает последовательные сокращения и расслабления его отделов. Причем это происходит автоматически. Автоматизм сердца – это его способность ритмически сокращаться под влиянием возникающих в нем самом (в клетках его проводящей системы) импульсов. Генератором этих импульсов является **синусно-предсердный узел**, в клетках которого возникает потенциал действия (около 90 – 100 мВ), передающийся соседним клеткам проводящей системы, а с них – через вставочные диски на рабочие кардиомиоциты. Возбуждение распространяется по миокарду. Вначале сокращаются предсердия, а затем желудочки. При этом миокард сокращается, когда сила импульса достигает пороговой величины по закону «все или ничего». Согласно этому закону возбудимая ткань дает максимальную ответную реакцию («все») при пороговом или надпороговым раздражении, но если сила раздражения ниже пороговой, ответа нет («ничего»). Начав сокращаться, миокард уже отвечает на другие стимулы, пока в нем не начнется процесс расслабления. Здоровый миокард сокращается в течение всей жизни человека и не испытывает при этом утомления. Это связано с **рефрактерностью** (*фр.* refractaire – невосприимчивость). Период абсолютной рефрактерности – это интервал времени, во время которого миокард не отвечает ни на какие импульсы.

Миокард является **возбудимой** тканью. Его клетки обладают потенциалом покоя, генерируют потенциал действия. Возбуждение, которое возникло в любом участке миокарда, передается всем его волокнам. Поэтому в ответ на адекватное раздражение происходит возбуждение всех его волокон. Проводящая система обеспечивает генерацию возбуждения и его проведение к кардиомиоцитам. Клетки синусно-предсердного узла генерируют нервные импульсы, частота которых в покое составляет около 70 в 1 мин, от него возбуждение распространяется в предсердно-желудочковый узел,

где задерживается на короткое время, а далее передается на предсердно-желудочковый пучок, по его ножкам и разветвлениям со скоростью около 2 м/с. От окончаний волокон Пуркинье импульс распространяется со скоростью около 1 м/с. Деятельностью сердца управляют сердечные центры, расположенные в продолговатом мозге и мосте, которые действуют через вегетативную нервную систему. Симпатические нервы оказывают положительное влияние (учащение сердечных сокращений и увеличение их силы). Парасимпатические – отрицательное (урежение сердечных сокращений и уменьшение их силы). Кора головного мозга регулирует деятельность сердечных центров через гипоталамус.

Сокращение кардиомиоцитов обеспечивает нагнетательную функцию сердца. Движение крови по сосудам происходит главным образом благодаря **нагнетательной** функции сердца и сокращению мышц. Сердце – это насос, нагнетающий кровь в сосуды.

Как показали современные исследования, каждое поперечнополосатое мышечное волокно является своеобразным «периферическим сердцем», сокращение которого способствует продвижению крови по микроциркуляторному руслу. Мышцы, сокращаясь, способствуют движению крови по венам нижней половины тела против силы тяжести. Поэтому физическая активность облегчает работу сердца, а гиподинамия требует усиленной работы сердца, что является одним из важных факторов нарушения его функции.

Кровь течет из аорты, в которой давление высокое (в среднем 100 мм рт. ст.), через капилляры, где давление очень низкое (15 – 25 мм рт. ст.), через систему сосудов, в которых давление прогрессивно уменьшается. Из капилляров кровь поступает в венулы (давление 12 – 15 мм рт. ст.), затем в вены (давление 3 – 5 мм рт. ст.). В полых венах, по которым венозная кровь оттекает в правое предсердие, давление всего 1 – 3 мм рт. ст., а в самом предсердии – около 0 мм рт. ст. Соответственно уменьшается с 50 см/с в аорте до 0,07 см/с в капиллярах и венулах.

В работе сердца чередуются сокращение (систола) и расслабление (диастола).

Во время общего расслабления сердца (диастола) кровь из полых и легочных вен поступает соответственно в правое и левое предсердия. После этого наступает сокращение (систола) предсердий. Процесс сокращения начинается у места впадения верхней полой вены в правое предсердие и распространяется по обоим предсердиям, в результате чего кровь из предсердий через предсердно-желудочковые отверстия нагнетается в желудочки. Затем в стенках сердца начинается волна сокращений желудочков, которая распространяется на оба желудочка, и кровь нагнетается в отверстия легочного ствола и аорты, в это время предсердно-желудочковые клапаны закрываются. После этого наступает пауза.

Систола предсердий длится 0,1 с, систола желудочков – 0,3 с, общая пауза – 0,4 с. Эти три фазы составляют **сердечный цикл** – совокупность электрических, механических и биохимических процессов, происходящих в сердце в течение одного полного цикла сокращения и расслабления. Итак, во время одного сердечного цикла предсердия сокращаются 0,1 с и отдыхают 0,7 с; желудочки соответственно 0,3 с и 0,5 с. В течение суток сердце сокращается 8 часов и 16 часов отдыхает.

В связи с изменением давления в полостях сердца клапаны сердца, легочной артерии и аорты открываются или закрываются. В начале систолы желудочков предсердно-желудочковые клапаны закрываются, а полулунные клапаны аорты и легочной артерии открываются. В период диастолы желудочков происходит систола предсердий, предсердно-желудочковые клапаны открываются и желудочки заполняются кровью. Возвращению крови из аорты и легочного ствола препятствуют полулунные клапаны.

Во время систолы и диастолы возникают тоны сердца: первый – систолический, более низкий и продолжительный, который связан с сокращением миокарда

желудочков, вибрацией сухожильных хорд и колебанием створок предсердно-желудочковых клапанов при их закрывании; второй – диастолический, короткий, высокий, возникает в начале диастолы, когда закрываются клапаны аорты и легочного ствола. Систолический тон, возникающий при закрывании левого предсердного клапана, прослушивают в пятом межреберье слева от грудины в области верхушки сердца; систолический тон, возникающий при закрытии правого предсердно-желудочкового клапана, – в месте соединения тела и мечевидного отростка грудины. Диастолический тон аортального клапана прослушивают во втором межреберье справа от грудины; диастолический тон клапана легочного ствола – во втором межреберье слева от грудины. Сердечный толчок, возникающий вследствие изменения положения сердца при систоле, благодаря чему левый желудочек ударяется о грудную стенку, определяется в пятом межреберье слева от грудины.

Частота сердечных сокращений в минуту составляет в возрасте одного года около 125 ударов в 1 мин, в два года – 105, в три года – 100, в четыре – 97, в возрасте от пяти до десяти – 90, с 10 до 15 – 75 – 78, с 15 до 50 – 70, с 50 до 60 – 74, с 60 до 80 – 80. Несколько любопытных цифр: в течение суток сердце бьется около 108 000 раз, в течение жизни – 2 800 000 000 – 3 100 000 000 раз; через сердце проходит 225 – 250 млн л крови.

Сердце приспосабливается к постоянно изменяющимся условиям жизни человека. В покое желудочки взрослого человека выталкивают в сосудистую систему около 5 л крови в минуту. Этот показатель – *минутный объем кровообращения* (МОК) – при тяжелой физической работе возрастает в 5 – 6 раз. Соотношение между МОК в покое и при максимально напряженной мышечной работе говорит о функциональных резервах сердца, а значит, о функциональных резервах здоровья. В то же время кровоток через сосуды самого сердца достигает 5% общего МОК. При интенсивной

физической работе этот показатель возрастает в 3 – 4 раза. Количество крови, выбрасываемое каждым желудочком во время систолы, составляет от 70 до 100 мл – это *ударный, или систолический, объем крови*. Этот показатель также увеличивается при физической нагрузке.

Средняя масса сердца взрослого человека составляет 300 – 320 г (0,5% массы тела), в то же время в покое сердце потребляет около 25 – 30 мл O_2 в минуту – около 10% общего потребления O_2 в покое. При интенсивной мышечной деятельности потребление O_2 сердцем возрастает в 3 – 4 раза. В зависимости от нагрузки коэффициент полезного действия (КПД) сердца составляет от 15 до 40%. Напомним, что КПД современного тепловоза достигает 14 – 15%.

Биоэлектрическая активность сердца регистрируется с помощью *электрокардиографии*, полученная кривая называется *электрокардиограммой* (ЭКГ). Впервые ЭКГ была записана в 1887 г. А. Уоллером. В начале XX в. **В. Эйнтховен** разработал прибор для точной регистрации небольших колебаний электрических потенциалов – струнный гальванометр. Эйнтховен предложил также три точки тела, на которые следует накладывать электроды. При положении электродов на правой и левой руках образуется отведение I, на правой руке и левой ноге – отведение II, а на левой руке и левой ноге – отведение III. Эти три отведения образуют равносторонний треугольник, и по их параметрам можно определить угол, под которым сердце расположено в грудной клетке. Согласно закону Эйнтховена сумма потенциалов в отведении I и III равна потенциалу в отведении II. В 1924 г. Эйнтховену была присуждена Нобелевская премия «за открытие механизма электрокардиограммы». Нормальная ЭКГ состоит из нескольких зубцов и комплекса колебаний, который Эйнтховен назвал P, QRS и T. Небольшой зубец P отражает электрическую активность предсердий, а быстрый высокоамплитудный комплекс QRS и более медленный зубец T – электрическую активность желудочков (рис. 209).

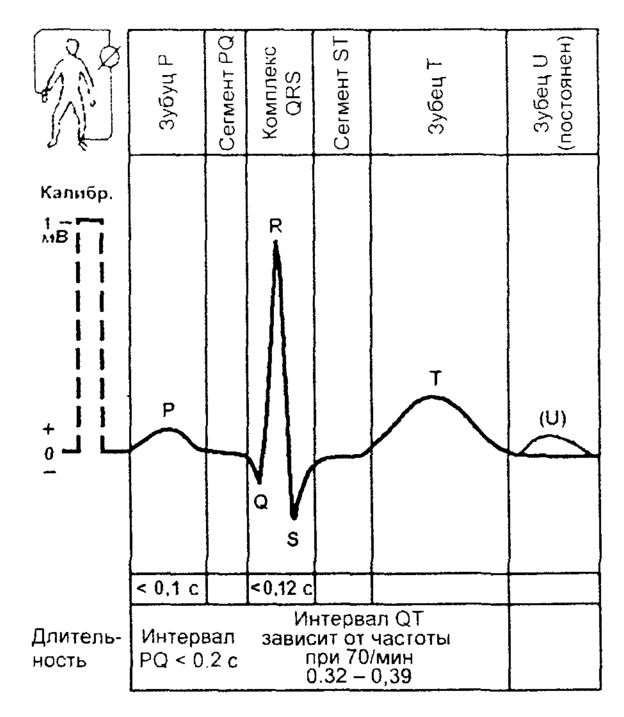


Рис. 209. *Нормальная ЭКГ человека, полученная путем биполярного отведения от поверхности тела в направлении длинной оси сердца (по Г. Антони)*

➲ Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Какие типы кровеносных сосудов вы знаете? Дайте характеристику каждому из них.

2. Из каких сосудов построено микроциркулярное русло?

3. Из каких слоев состоит стенка сердца? Опишите эти слои.

4. Назовите камеры сердца, отверстия, через которые они сообщаются между собой.

5. Сколько створок имеют правый и левый атриовентрикулярные клапаны?

6. Какие части выделяют в проводящей системе сердца? Где они располагаются?

7. Охарактеризуйте автоматизм сердца.

8. Опишите сердечный цикл, его фазы и продолжительность.

9. Что происходит в сердце при систоле и при диастоле?

10. Расскажите об электрических процессах в сердце и об электрокардиографии.

11. Почему возникают тоны сердца и в каких точках они прослушиваются?

КРОВОСНАБЖЕНИЕ ТЕЛА ЧЕЛОВЕКА

У человека большой и малый круги кровообращения разобщены (рис. 210).

Малый, или легочный, круг кровообращения начинается в правом желудочке сердца, из которого выходит *легочный ствол*, разделяющийся на *правую и левую легочные артерии*, а последние разветвляются в легких соответственно ветвлению бронхов на артерии, переходящие в капилляры. В капиллярных сетях, оплетающих альвеолы, кровь отдает углекислый газ и обогащается кислородом. Артериальная кровь поступает из капилляров в вены, которые укрупняются и по две с каждой стороны впадают в левое предсердие, где и заканчивается малый круг кровообращения.

Большой, или телесный, круг кровообращения служит для доставки всем органам и тканям тела питательных веществ и кислорода. Он начинается в левом желудочке сердца, куда из левого предсердия поступает артериальная кровь. Из левого желудочка выходит аорта, от которой отходят артерии, идущие ко всем органам и тканям тела и разветвляющиеся в их толще вплоть до артериол и капилляров – последние переходят в венулы и далее в вены. Через стенки капилляров происходит обмен веществ и газообмен между кровью и тканями тела. Протекающая в капиллярах артериальная кровь отдает питательные вещества

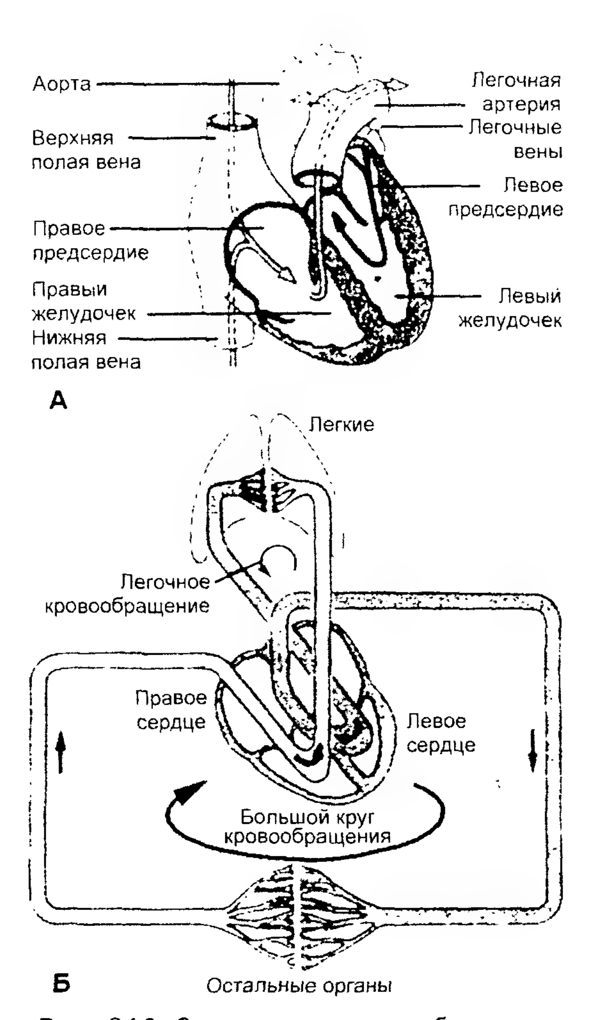


Рис. 210. *Схема системы кровообращения:*
А – Камеры сердца и большие сосуды; вид спереди; направление кровотока указано стрелками. Б – Схема взаимосвязи обеих половин сердца с большим и малым кругами кровообращения (по Г. Антони)

и кислород и получает продукты обмена и углекислоту. Вены сливаются в два крупных ствола – верхнюю и нижнюю полые вены, которые впадают в правое предсердие сердца, где и заканчивается большой круг кровообращения.

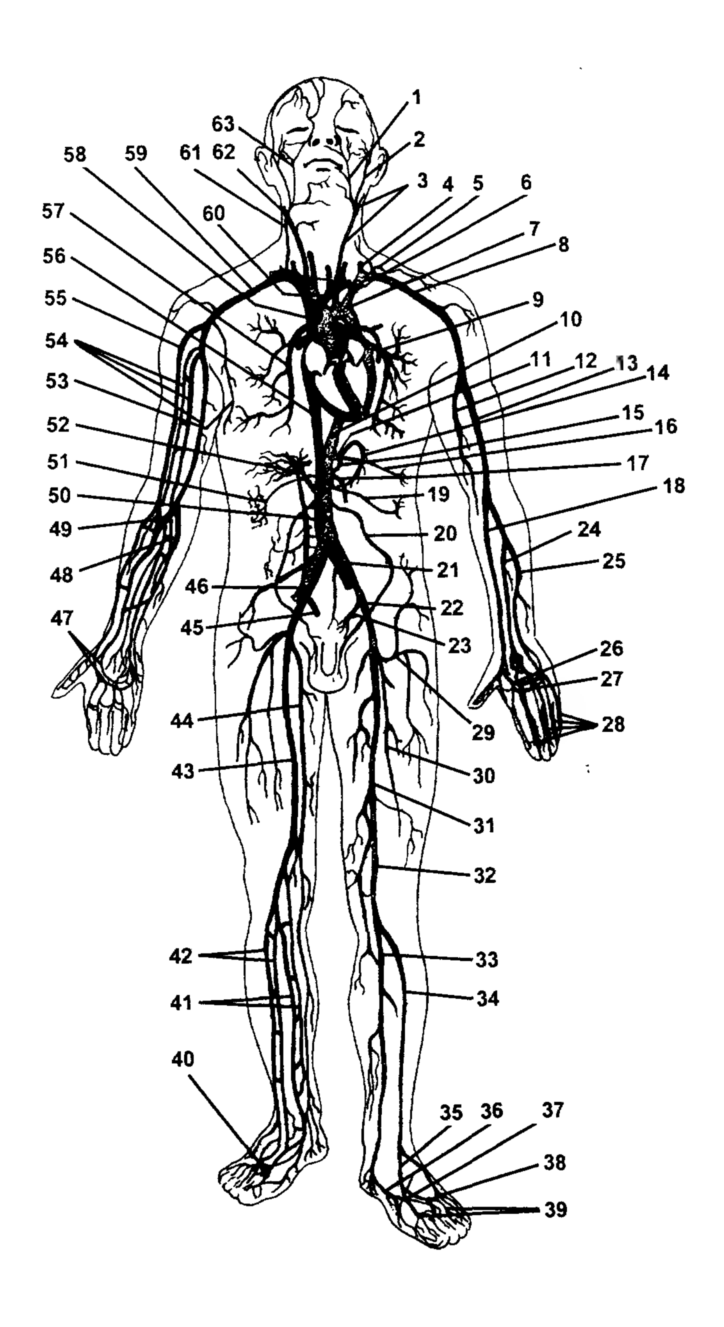
Дополнением к большому кругу является **третий (сердечный) круг кровообращения**, обслуживающий само сердце. Он начинается выходящими из аорты венечными артериями сердца и заканчивается венами сердца. Последние сливаются в венечный синус, впадающий в правое предсердие.

Аорта, расположенная слева от средней линии тела, своими ветвями кровоснабжает все органы и ткани (рис. 211). Она начинается расширением – *луковицей аорты*, от которой отходят правая и левая венечные артерии. Луковица переходит в *восходящую часть аорты*. Изгибаясь влево, *дуга аорты* переходит в *нисходящую часть аорты*. От вогнутой стороны дуги аорты начинаются ветви к трахее, бронхам и к вилочковой железе, от выпуклой стороны дуги отходят три крупных сосуда: справа – плечеголовной ствол, слева – левые общая сонная и подключичная артерии.

Плечеголовной ствол длиной около 3 см направляется вверх, назад и вправо, впереди трахеи и на уровне правого грудино-ключичного сустава делится на правые общую сонную и подключичную артерии.

Общая сонная артерия (правая и левая) идет вверх рядом с трахеей и пищеводом. На уровне верхнего края щитовидного хряща она делится на наружную сонную артерию, разветвляющуюся вне полости черепа, и внутреннюю сонную артерию, проходящую внутрь черепа и направляющуюся к мозгу. *Наружная сонная артерия* снабжает кровью наружные части головы и шеи, полости рта и носа, щитовидную железу, гортань, язык, нёбо, миндалины, грудино-ключично-сосцевидную и затылочные мышцы, поднижнечелюстную, подъязычную и околоушную слюнные железы, кожу, кости и мышцы головы (мимические и жевательные), зубы верхней и нижней челюстей, твердую мозговую оболочку, наружное и среднее ухо.

Внутренняя сонная артерия направляется вверх к основанию черепа, не отдавая ветвей, входит в полость черепа через канал сонной артерии в височной



1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63

Рис. 211. *Кровеносная система человека (общая схема):*

1. Лицевая артерия
2. Поверхностная височная артерия
3. Общая сонная артерия, наружная сонная артерия
4. Щитошейный ствол
5. Реберно-шейный ствол
6. Плечеголовной ствол
7. Дуга аорты
8. Подмышечная артерия
9. Левые легочные вены
10. Грудная часть аорты
11. Чревный ствол
12. Глубокая артерия плеча
13. Плечевая артерия
14. Левая поджелудочная артерия
15. Общая печеночная артерия
16. Селезеночная артерия
17. Верхняя брыжеечная артерия
18. Лучевая артерия
19. Почечная артерия
20. Нижняя брыжеечная артерия
21. Общая подвздошная артерия
22. Наружная подвздошная артерия
23. Внутренняя подвздошная артерия
24. Передняя межкостная артерия
25. Локтевая артерия
26. Глубокая ладонная дуга
27. Поверхностная ладонная дуга
28. Общие ладонные пальцевые артерии
29. Латеральная артерия, огибающая бедренную кость
30. Глубокая артерия бедра
31. Бедренная артерия
32. Подколенная артерия
33. Задняя большеберцовая артерия
34. Передняя большеберцовая артерия
35. Тыльная артерия стопы
36. Медиальная подошвенная артерия
37. Латеральная подошвенная артерия
38. Дугообразная артерия
39. Подошвенные плюсневые артерии
40. Тыльная венозная сеть стопы
41. Задние большеберцовые вены
42. Передние большеберцовые вены
43. Бедренная вена
44. Большая подкожная вена ноги
45. Внутренняя подвздошная вена
46. Общая подвздошная вена
47. Поверхностная и глубокая ладонные венозные дуги
48. Медиальная подкожная вена руки
49. Промужеточная вена локтя
50. Верхняя брыжеечная вена
51. Почечная вена
52. Воротная вена
53. Латеральная грудная вена
54. Плечевые вены
55. Латеральная подкожная вена руки
56. Нижняя полая вена
57. Легочный ствол
58. Правая плечеголовная вена
59. Подключичная вена
60. Левая плечеголовная вена
61. Наружная яремная вена
62. Внутренняя яремная вена
63. Лицевая вена

кости, в полости черепа делится на ряд ветвей, которые кровоснабжают мозг и орган зрения. *Подключичная артерия* и ее ветви кровоснабжают шейный отдел спинного мозга с его оболочками, ствол головного мозга, затылочные и частично височные доли полушарий большого мозга, глубокие и отчасти поверхностные мышцы шеи, шейные позвонки, межреберные мышцы первого, второго промежутков, часть мышц затылка, спины и лопатки, диафрагму, кожу груди и верхней части живота, прямую мышцу живота, молочную железу, гортань, трахею, пищевод, щитовидную и вилочковую железы. Подключичная артерия в подмышечной области переходит в *подмышечную артерию*, которая кровоснабжает мышцы плечевого пояса, кожу

и мышцы боковой стенки грудной стенки, плечевой и ключично-акромиальный суставы, содержимое подмышечной ямки.

Плечевая артерия является продолжением подмышечной, она проходит в медиальной борозде двуглавой мышцы и в локтевой ямке делится на лучевую и локтевую артерии. Плечевая артерия кровоснабжает кожу и мышцы плеча, плечевую кость и локтевой сустав.

Лучевая артерия располагается в предплечье латерально в лучевой борозде, параллельно лучевой кости. В нижнем отделе вблизи ее шиловидного отростка артерия легко прощупывается, будучи прикрытой лишь кожей и фасцией. Здесь исследуют пульс (рис. 212). Лучевая артерия проходит на кисть под сухожилиями длинных мышц большого пальца. Она кровоснабжает кожу и мышцы предплечья и кисти, лучевую кость, локтевой и лучезапястный суставы. *Локтевая артерия* располагается на предплечье медиально в локтевой борозде параллельно локтевой кости, проходит на ладонную поверхность кисти. Она кровоснабжает кожу и мышцы предплечья и кисти, локтевую кость, локтевой и лучезапястный суставы.

Локтевая и лучевая артерии образуют на кисти две артериальные сети запястья: тыльную и ладонную, питающие связки и суставы запястья, второй, третий, четвертый пальцы и две артериальные ладонные дуги – глубокую и поверхностную. *Поверхностная ладонная дуга* образуется в основном за счет локтевой артерии (и поверхностной ладонной ветви лучевой артерии). От поверхностной дуги вниз отходят четыре общие ладонные пальцевые артерии, идущие к II – III – IV – V пальцам. *Глубокая ладонная дуга* залегает под сухожилиями мышц-сгибателей на уровне оснований пястных костей. В образовании глубокой ладонной дуги основная роль принадлежит лучевой артерии, которая соединяется с глубокой ладонной ветвью локтевой артерии. От глубокой дуги отходят три ладонные пястные артерии, которые направляются во второй, третий и четвертый межкостные промежутки.

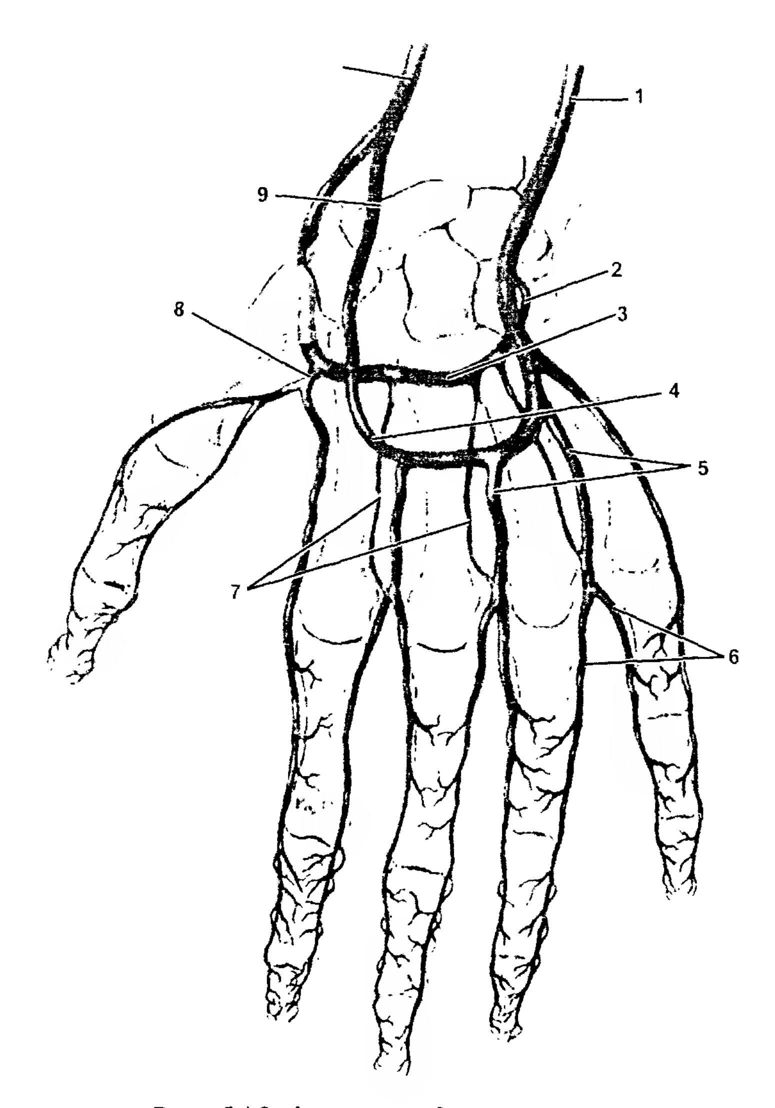


Рис. 212. *Артерии предплечья и кисти (вид с ладонной стороны):*

1 – локтевая артерия; 2 – глубокая ладонная ветвь локтевой артерии; 3 – глубокая ладонная дуга; 4 – поверхностная ладонная дуга; 5 – общие ладонные пальцевые артерии; 6 – собственные ладонные пальцевые артерии; 7 – ладонные пястные артерии; 8 – артерия большого пальца кисти; 9 – поверхностная ладонная ветвь лучевой артерии; 10 – лучевая артерия

Нисходящая часть аорты делится на две части: грудную и брюшную. *Грудная часть* аорты расположена на позвоночнике асимметрично, слева от срединной линии, и снабжает кровью внутренние органы, находящиеся в грудной полости, и ее стенки. Из грудной полости аорта переходит в брюшную через аортальное отверстие диафрагмы. На уровне IV поясничного позвонка аорта делится на две общие подвздошные артерии, после чего она продолжается в виде срединной крестцовой артерии.

Брюшная часть аорты кровоснабжает брюшные внутренности и стенки живота. Наиболее крупная ветвь – короткий толстый *чревный ствол*, который кровоснабжает желудок, двенадцатиперстную кишку, поджелудочную железу, печень с желчным пузырем, селезенку, малый и большой сальники. *Верхняя и нижняя брыжеечные артерии*, отходящие от брюшной аорты, кровоснабжают поджелудочную железу, тонкую кишку, толстую кишку.

Общая подвздошная артерия – это самая крупная артерия человека (за исключением аорты). Пройдя некоторое расстояние под острым углом друг к другу, каждая из них делится на две артерии: внутреннюю подвздошную артерию и наружную подвздошную.

Внутренняя подвздошная артерия питает тазовую кость, крестец и всю массу мышц малого и большого таза, ягодичной области, отчасти мускулы бедра, а также внутренности, расположенные в малом тазу: прямую кишку, мочевой пузырь; у мужчин – семенные пузырьки, семявыносящий проток, предстательную железу; у женщин – матку и влагалище, наружные половые органы и промежность.

Наружная подвздошная артерия кровоснабжает мышцы бедра, у мужчин – мошонку, у женщин – лобок и большие половые губы. *Бедренная артерия*, являющаяся непосредственным продолжением наружной подвздошной артерии, кровоснабжает бедренную кость, кожу и мышцы бедра, кожу передней брюшной стенки, наружные половые органы, тазобедренный сустав.

Подколенная артерия является продолжением бедренной. Она лежит в одноименной ямке, переходит на голень, где сразу же делится на переднюю и заднюю большеберцовые артерии. Артерия кровоснабжает кожу и близлежащие мышцы бедра и задней поверхности голени, коленный сустав. *Задняя большеберцовая артерия* кровоснабжает кожу задней поверхности голени, кости, мышцы голени, коленный и голеностопный суставы, мышцы стопы. *Передняя большеберцовая артерия* кровоснабжает кожу и мышцы передней поверхности голени и тыла стопы, коленный и голеностопный суставы, на стопе переходит в тыльную артерию стопы. Обе большеберцовые артерии образуют на стопе подошвенную артерию-дугу, которая лежит на уровне оснований плюсневых костей. От дуги отходят артерии, питающие кожу и мышцы стопы и пальцев.

Вены большого круга кровообращения разделяются на три системы: система верхней полой вены; система нижней полой вены, включающая систему воротной вены печени; система вен сердца, образующих венечный синус сердца. Главный ствол каждой из этих вен открывается самостоятельным отверстием в полость правого предсердия. Вены системы верхней и нижней полых вен аностомозируют между собой. *Верхняя полая вена* собирает кровь из верхней половины тела, головы, шеи, верхней конечности и грудной полости. *Нижняя полая вена* собирает кровь из нижних конечностей, стенок и внутренностей таза и живота. Протоки нижней полой вены соответствуют парным ветвям аорты (за исключением печеночных).

Воротная вена собирает кровь из непарных органов брюшной полости: селезенки, поджелудочной железы, большого сальника, желчного пузыря и пищеварительного тракта, начиная с кардиального отдела желудка и кончая верхним отделом прямой кишки. В отличие от всех прочих вен, воротная вена, войдя в ворота печени, вновь распадается на все более мелкие ветви, вплоть до синусоидальных капилляров печени,

которые впадают в центральную вену в дольке. Из центральных вен образуются поддольковые вены, которые, укрупняясь, собираются в печеночные вены, впадающие в нижнюю полую вену (см. раздел «Органы пищеварения»).

ФУНКЦИЯ СОСУДИСТОЙ СИСТЕМЫ

Сокращения миокарда создают движущую силу кровотока. Кровь течет из области высокого давления в область низкого. Артериальное давление (АД) – это давление, развиваемое кровью в артериях. Это важнейший показатель, отражающий деятельность сердечно-сосудистой системы в целом. Стабильность АД поддерживается многими механизмами гомеостаза.

Максимальное давление во время систолы называется *систолическим давлением,* минимальное во время диастолы – *диастолическим*, разница между ними составляет *пульсовое давление*. У человека традиционно АД исследуют с помощью ртутного манометра, поэтому его выражают в миллиметрах ртутного столба (в настоящее время существует множество модификаций аппаратов для определения АД). Для измерения АД по методу Рива-Роччи нижнюю треть плеча оборачивают надувной резиновой манжетой аппарата, в которую с помощью ручной резиновой груши накачивают воздух. Для выпуска воздуха служит клапан, поэтому можно установить давление на любом уровне и измерить его с помощью манометра, соединенного с манжетой. Стетоскоп накладывают на кожу передней локтевой области в зоне прохождения плечевой артерии. В результате нагнетания воздуха в манжету плечевая артерия сдавливается. Затем медленно открывают клапан, воздух начинает выходить из нее, и поэтому давление в манжете уменьшается. Когда оно становится ниже систолического, кровь проходит через артерию, и начинают прослушиваться короткие четкие звуки, пульсовые удары – определяется систолическое давление.

Давление в манжете, при котором звуки пульсовых ударов вновь быстро исчезают, соответствует диастолическому. У человека в возрасте от 20 до 40 лет систолическое давление составляет 100 – 120 мм рт. ст., диастолическое – 70 – 80 мм рт.ст.

Колебания кровотока, связанные с систолой и диастолой, создают пульсовую волну. Частота сердечных сокращений (пульса) у взрослого человека в условиях покоя составляет от 60 до 80 ударов в одну минуту. Пульс исследуется путем простого прощупывания лучевой артерии в области лучезапястного сустава, при этом обращают внимание на частоту пульса, его ритм (ритмичный, аритмичный), высоту (высокий, низкий), напряжение (твердый, мягкий). Частота пульса зависит от физической работы и эмоционального состояния, высота – от ударного объема, напряжение – от артериального давления. Общий объем крови в сосудах человека у мужчин составляет в среднем 75 – 77 мл/кг массы тела (около 5,4 л), у женщин – 65 мл/кг (около 4,5 л). У взрослого человека лишь около 9% всей крови находится в сосудах малого круга кровообращения, около 84% – в сосудах большого круга кровообращения и около 7% – в полостях сердца.

КРАТКИЙ ОЧЕРК РАЗВИТИЯ СЕРДЕЧНО-СОСУДИСТОЙ СИСТЕМЫ В ФИЛО- И ОНТОГЕНЕЗЕ

У беспозвоночных и низших позвоночных животных сосудистая система открытая, она представляет собой ряд щелей, пространств, полостей, сосудов. Так, например, у кольчатых червей, ланцетника имеются два сосуда, по которым течет кровь, сосуды соединяются между собой капиллярами и боковыми ветвями. Коренное изменение произошло у рыб – у них уже появляется сердце, состоящее из венозного синуса, предсердия, желудочка и артериального конуса.

Сердечно-сосудистая система всех позвоночных животных отличается наличием сердца, аорты, артерий, микроциркуляторного русла и вен. Все органы получают кровь от аорты, ее ветвление в большинстве случаев однотипно. У земноводных появляются легкие, предсердие разделено на правое и левое, а желудочек общий. В процессе эволюционного развития изменению подвергаются жаберные артерии в связи с переходом от жаберного типа дыхания к легочному. Одна часть жаберных артерий редуцируется, другая часть превращается в сонные и легочные артерии. У рептилий возникают неполная межжелудочковая и аортолегочная перегородки, разделяющие артериальный конус на аорту и легочный ствол. Таким образом, и у амфибий, и у рептилий (в меньшей мере) артериальная и венозная кровь в сердце смешивается. *У птиц и млекопитающих сердце четырехкамерное, и артериальная кровь полностью отделена от венозной.*

Сердце человека начинает развиваться очень рано (на 17-й день внутриутробного развития) из двух мезенхимных закладок, которые превращаются в трубки. Эти трубки затем сливаются в непарное простое трубчатое сердце, расположенное в области шеи, которое кпереди переходит в примитивную луковицу сердца, а кзади – в расширенный венозный синус. Его передний отдел артериальный, задний – венозный. Быстрый рост фиксированного среднего отдела трубки приводит к тому, что сердце изгибается S-образно. В нем выделяют предсердие, венозный синус, желудочек и луковицу с артериальным стволом. На внешней поверхности сигмовидного сердца появляются предсердно-желудочковая борозда (будущая венечная борозда дефинитивного сердца) и луковично-желудочковая борозда, которая после слияния луковицы с артериальным стволом исчезает.

Предсердие сообщается с желудочком узким предсердно-желудочковым (ушковидным) каналом. В его стенках и у начала артериального ствола образуются

валики эндокарда, из которых формируются атриовентрикулярные клапаны, клапаны аорты и легочного ствола. Общее предсердие быстро растет, охватывает сзади артериальный ствол, с которым к этому времени сливается примитивная луковица сердца. По обеим сторонам артериального ствола спереди видны два выпячивания – закладки правого и левого ушек. На 4-й неделе появляется межпредсердная перегородка, она растет вниз, разделяя предсердия. Верхняя часть этой перегородки прорывается, образуя межпредсердное (овальное) отверстие. **На 8-й неделе** начинают формироваться межжелудочковая перегородка и перегородка, разделяющая артериальный ствол на легочный ствол и аорту. Сердце становится четырехкамерным. Венозный синус сердца сужается, превращаясь вместе с редуцировавшейся левой общей кардинальной веной в венечный синус сердца, который впадает в правое предсердие.

Уже на 3-й неделе развития зародыша человека от его артериального ствола отходят две вентральные аорты, которые поднимаются в головной отдел, огибая переднюю кишку, поворачивают и идут вниз, переходя в дорсальные аорты, которые впоследствии соединяются в непарную нисходящую аорту. *Вентральные аорты соединены с дорсальными с помощью шести пар аортальных дуг (жаберных артерий).* Вскоре *I, II пары аортальных дуг редуцируются.* Из *центральных аорт* образуются общие и наружные сонные артерии, а из *III пары аортальных дуг* передних отделов дорсальных аорт – внутренние сонные артерии. Кроме того, из части правой вентральной аорты формируется плечеголовной ствол. *IV аортальная дуга* справа и слева развивается по-разному: из правой формируется подключичная артерия, из левой – дута дефинитивной аорты, соединяющая восходящую аорту с левой дорсальной. Одна из ветвей левой дорсальной аорты преобразуется в левую подключичную артерию. *VI пара аортальных дуг* преобразуется в легочные артерии,

левая дуга сохраняет связь с аортой, образуя артериальный (боталлов) проток.

От *дорсальных аорт* отходят три группы сосудов: межсегментарные дорсальные артерии, латеральные и вентральные сегментарные артерии. Из *межсегментарных артерий* образуются позвоночная, базилярная (и ее ветви), межреберные, поясничные артерии, левая и дистальная части правой подключичной артерий. Последние врастают в формирующиеся верхние конечности. Из *латеральных сегментарных артерий* образуются диафрагмальные, почечные, надпочечниковые и яичковые (яичниковые) артерии.

Из вентральных сегментарных артерий формируются желточные артерии, которые дают начало чревному стволу, верхней и нижней брыжеечным артериям. Из *нижних вентральных сегментарных артерий* образуются пупочные артерии. От начала каждой из них отходит осевая артерия нижней конечности, которая впоследствии подвергается обратному развитию и у взрослого человека представлена тонкой малоберцовой и очень тонкой артерией, сопровождающей седалищный нерв. В связи с развитием органов малого таза и особенно нижних конечностей значительного развития достигают общая, наружная и внутренняя подвздошные артерии, а наружная подвздошная в виде основной артериальной магистрали продолжается на нижнюю конечность и формирует бедренную, подколенную и заднюю большеберцовую артерии.

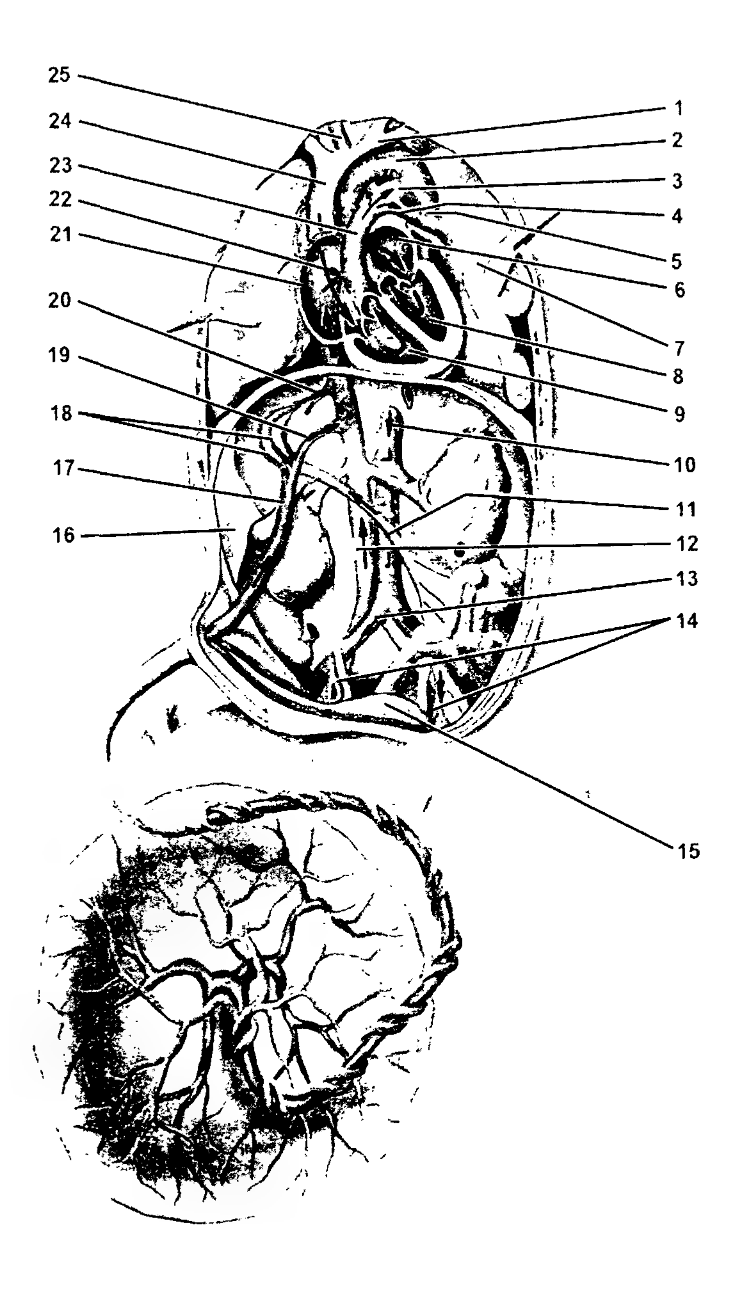
На 4-й неделе развития по бокам тела закладываются парные венозные стволы – *передние* и *задние кардинальные вены.* Вены передней области тела называются *прекардинальными,* а в задней области тела – *посткардинальными.* Вены каждой стороны впадают в соответствующие *общие кардинальные вены,* которые, в свою очередь, вливаются в венозный синус сердца. Полые вены образуются из упомянутых парных венозных стволов пре- и посткардинальных вен. Из анастомоза между прекардинальными венами развивается

левая плечеголовная вена, которая несет венозную кровь в правую прекардинальную вену, превращающуюся вместе с правой общей кардинальной веной в *верхнюю полую вену*.

Развитие *нижней полой вены* тесно связано с развитием средней (первичной) почки (мезонефрос) и ее вен (суб- и супракардинальных), а также анастомозов как между ними, так и с посткардинальными венами. Наличие этих анастомозов приводит к значительному расширению вен правой стороны задней части тела зародыша и редукции вен левой стороны. В результате этого нижняя полая вена развивается из различных отделов вен правой стороны задней части тела зародыша. Печеночная часть нижней полой вены (от устья до места впадения в нее надпочечниковой вены) образуется из общей выносящей вены печени, предпочечная часть – из правой субкардинальной вены, почечная часть – из анастомоза между правыми суб- и супракардинальными венами, позадипочечная часть – из поясничного отдела правой супракардинальной вены. Большая часть вен, впадающих в нижнюю полую вену, также развивается за счет различных отделов суб- и супракардинальных вен. Остатками супракардинальных вен являются справа непарная вена и слева полунепарная вена.

На ранних стадиях развития зародыш получает питательные вещества из сосудов желточного мешка, это так называемое *желточное кровообращение*. До 7 – 8-й недель развития желточный мешок выполняет еще одну функцию – кроветворную. В дальнейшем развивается *плацентарное кровообращение* – кислород и питательные вещества доставляются плоду из крови матери (через плаценту) по пупочной вене, входящей в состав пупочного канатика (рис. 213). На уровне ворот печени вена делится на две ветви. Одна из них впадает в левую ветвь воротной вены.

Кровь, пройдя через печень плода, по печеночной вене направляется в нижнюю полую вену. Вторая ветвь



25
24
23
22
21
20
19
18
17
16
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15

пупочной вены, минуя печень, впадает в нижнюю полую вену, образуя *венозный (аранциев) проток*, расположенный в левой продольной борозде печени. Таким образом, в нижнюю полую вену кровь поступает из трех источников: из нижних конечностей и стенок брюшной полости, из печени и непосредственно из плаценты через венозный проток. Эта третья порция крови преобладает, обогащенная кислородом кровь вливается в правое предсердие и через овальное отверстие поступает в левое предсердие, минуя легочный круг. Из левого предсердия она течет в левый желудочек, оттуда в аорту, по ветвям которой направляется к стенкам сердца, голове, шее и верхним конечностям. Таким образом, *голова, шея и верхние конечности плода снабжаются преимущественно артериальной кровью.*

Кровь, оттекающая от головы, шеи, сердца и верхних конечностей, по верхней полой вене вливается в правое предсердие, из него в правый желудочек и далее в легочный ствол. Наибольшее количество этой крови проходит через малый (легочный) круг и поступает в левое предсердие. Однако большая часть крови все же минует легочный круг, так как она из легочного ствола поступает прямо в аорту через артериальный (боталлов) проток, который соединяет левую легочную артерию с аортой под местом отхождения от аорты левой подключичной артерии. Кровь, поступившая таким путем в аорту, снабжает органы брюшной полости, нижние конечности, а по двум пупочным артериям, проходящим в составе пупочного канатика, поступает в плаценту, неся с собой продукты метаболизма и углекислый газ.

Рис. 213. *Кровообращение плода:*

1 – левая плечеголовная вена; 2 – дуга аорты; 3 – артериальный (боталлов) проток; 4 – левая легочная артерия; 5 – нисходящая часть аорты; 6 – левое предсердие; 7 – левое легкое; 8 – левый желудочек; 9 – правый желудочек; 10 – брюшная часть аорты; 11 – воротная вена; 12 – нижняя полая вена; 13 – правая общая подвздошная артерия; 14 – пупочные артерии; 15 – мочевой пузырь; 16 – печень; 17 – пупочная вена; 18 – капилляры печени; 19 – венозный (аранциев) проток; 20 – печеночные вены; 21 – правое предсердие; 22 – овальное отверстие; 23 – легочный ствол; 24 – верхняя полая вена; 25 – плечеголовной ствол

В течение нескольких дней после рождения ребенка закрываются артериальный проток и овальное отверстие. Артериальный проток закрывается в течение первых 8 – 10 дней жизни, а затем превращается в связку, лишенную просвета. Пупочные артерии облитерируются в течение первых 2 – 3 дней жизни, пупочная вена – через 6 – 7 дней. Поступление крови из правого предсердия в левое через овальное отверстие прекращается тотчас после рождения, так как левое предсердие наполняется кровью, поступающей в него из легких. Однако закрывается овальное отверстие значительно позднее, чем артериальный проток, и может сохраняться на протяжении первого года жизни. В процессе развития сердца могут возникнуть его врожденные пороки, которые, как правило, являются результатом неправильного формирования сердца во внутриутробном периоде.

Сосуды малого круга кровообращения наиболее интенсивно развиваются в течение первого года жизни ребенка, что связано со становлением функции дыхания, а также с заращением артериального (боталлова) протока. В период полового созревания появляется вторая волна усиления процесса развития лёгочных сосудов. В 40 – 50 лет артерии и вены легкого достигают наибольших размеров.

У новорожденного ребенка артериальные сосуды в основном сформированы, а венозные продолжают дифференцироваться. Некоторые вены сливаются между собой, другие облитерируются, большинство вен растет. После рождения ребенка, по мере увеличения его возраста и становления функций организма увеличиваются длина, диаметр, окружность, толщина стенок артерий. Диаметр аорты у взрослого человека в 4,5 раза больше, чем у новорожденного. Длина артерий возрастает пропорционально росту тела и конечностей. Артерии, кровоснабжающие мозг, наиболее интенсивно развиваются до 3 – 4-летнего возраста, по темпам роста превосходя другие сосуды. По мере увеличения возраста

удлиняются также артерии, кровоснабжающие внутренние органы и артерии конечностей. Изменяется также уровень отхождения артериальных ветвей от магистральных артерий и даже тип их ветвления. Наиболее существенные преобразования структур стенок артерий происходят в раннем (1 – 3 года) и втором (8 – 12 лет) детстве (Л. К. Семенова, 1969).

У новорожденного ребенка подключичная, общая сонная, наружная и внутренняя сонные артерии имеют относительно больший диаметр, чем у взрослых. По данным Ф. И. Валькера (1951), общие сонные и подключичные артерии у детей до начала полового созревания крупнее подвздошных. Диаметр общей сонной артерии у детей раннего возраста равен 3 – 6 мм, а у взрослых – 9 – 14 мм; диаметр подключичной артерии наиболее интенсивно увеличивается от момента рождения до 4 лет. В первые 10 лет жизни наибольший диаметр из всех мозговых артерий имеет средняя.

Мозговые артерии новорожденных детей богаты эластическими элементами, в них хорошо развита внутренняя эластическая мембрана (А. Андронеску, 1970). У новорожденного ребенка стенки чревного ствола и брыжеечных артерий относительно толстые, богаты гладкими миоцитами. В раннем детском возрасте почти все артерии кишечника имеют одинаковый диаметр и разница между диаметром магистральной артерии и ее ветвями 2-го и 3-го порядков невелика, однако по мере увеличения возраста ребенка эта разница увеличивается. У новорожденного ребенка артерии, кровоснабжающие конечности, развиты хорошо. Однако суммарный просвет артерий нижних конечностей меньший, чем таковой верхних конечностей (И. И. Бобрик и В. И. Минаков, 1990).

У новорожденного ребенка вены тонкие, прямые, их клапаны развиты плохо. С возрастом увеличиваются диаметр вен, площадь их поперечных сечений и длина.

ЛИМФАТИЧЕСКАЯ СИСТЕМА

Лимфатическая система, осуществляющая дренаж, по которому тканевая жидкость оттекает в кровеносное русло, состоит из разветвленных в органах и тканях лимфатических капилляров (лимфокапилляров), лимфокапиллярных сетей, лимфатических сосудов, стволов и протоков. По пути следования лимфатических сосудов лежат лимфатические узлы, относящиеся к органам иммунной системы. Тканевая жидкость (жидкость в межклеточных пространствах различных тканей) образуется в результате фильтрации из капилляров. Она содержит воду, вещества, поступающие из крови, и продукты обмена. Лимфа (*греч.* lympha – чистая вода) образуется из тканевой жидкости. В норме у взрослого человека за сутки вырабатывается около 2 л лимфы, в которой содержится около 20 г/л белка и огромное количество лимфоцитов. Движение лимфы осуществляется благодаря мышечным сокращениям; в тех лимфатических сосудах, где имеются гладкие миоциты, лимфа движется благодаря их сокращениям. Клапаны препятствуют обратному току лимфы.

Лимфатические капилляры, которые выполняют функцию всасывания из тканей коллоидных растворов белков, осуществляют вместе с венами дренаж тканей – всасывание воды и растворенных в ней кристаллоидов, а также удаляют из тканей инородные частицы (обломки разрушенных клеток, микробные тела). Капилляры образуют лимфокапиллярные сети. По лимфатическим сосудам лимфа из капилляров течет к региональным лимфатическим узлам и крупным коллекторным лимфатическим стволам. По крупным лимфатическим коллекторам – к стволам (яремные, кишечные, бронхосредостенные, подключичные, поясничные) и протокам (грудной, правый лимфатический), по которым лимфа оттекает в вены. Стволы и протоки впадают в венозный угол справа и слева, образованный

слиянием внутренней яремной и подключичной вен, или в одну из этих вен у места соединения их друг с другом. Лежащие по пути тока лимфы лимфатические узлы выполняют барьерно-фильтрационную, лимфоцитопоэтическую, иммунопоэтическую функции.

Лимфа образуется из тканевой жидкости, в ней содержится около 20 г/л белка. За сутки у взрослого человека образуется около 2 л лимфы. Скорость тока лимфы мала, однако она возрастает в 10 – 15 раз при физической нагрузке, так как именно мышечные сокращения в основном способствуют движению лимфы.

➲ Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Какие круги кровообращения вы знаете? Охарактеризуйте их.
2. Перечислите кровеносные сосуды малого круга кровообращения.
3. Назовите основные части аорты и отходящие от них ветви.
4. Какие органы кровоснабжают наружная и внутренняя сонные артерии?
5. Назовите основные артерии, кровоснабжающие верхнюю и нижнюю конечности.
6. Назовите основные вены большого круга кровообращения и области, из которых они собирают кровь.
7. От каких органов оттекает кровь в воротную вену?
8. Что такое артериальное давление? Назовите его составляющие и величину каждой из них.
9. Назовите зачатки, из которых развивается сердце.
10. Назовите основные структуры лимфатической системы.

ОРГАНЫ КРОВЕТВОРЕНИЯ И ИММУННОЙ СИСТЕМЫ

Иммунитет (*лат.* immunitas – освобождение от чего-либо) – защита организма от генетически чужеродных организмов и веществ, к которым относятся микроорганизмы, вирусы, черви, различные белки, клетки, в том числе и измененные собственные. При этом особенно важно, что иммунная система уничтожает и свои собственные клетки, которые изменились генетически. А это происходит постоянно. Известно, что при клеточном делении, которое постоянно происходит в организме человека, одна из миллиона образовавшихся клеток мутантная, т. е. генетически чужеродна. В организме человека благодаря мутациям в каждый конкретный момент должно быть около 10 – 20 млн генетически чужеродных клеток. Их совместное неправильное функционирование должно было бы быстро привести к гибели организма. Почему же этого не происходит? Ответ на этот вопрос дали лауреаты Нобелевской премии **П. Медавар** и **Ф. Бернет**. П. Медавар доказал, что механизмы иммунитета удивительно точны. Они способны отличить чужеродную клетку, содержащую всего один нуклеотид, отличающийся от генома собственного организма. Ф. Бернет постулировал положение (названное «аксиомой Бернета»), что **центральным биологическим механизмом иммунитета является распознавание своего и чужого.**

Основоположниками иммунологии – науки об иммунитете – являются **Луи Пастер, Илья Мечников и Пауль Эрлих.** В 1881 г. Л. Пастер разработал принципы создания вакцин из ослабленных микроорганизмов с целью предупреждения развития инфекционных заболеваний. И. Мечников создал клеточную (фагоцитарную) теорию иммунитета. П. Эрлих открыл антитела и создал гуморальную теорию иммунитета, установив, что антитела передаются ребенку с грудным молоком, создавая пассивный иммунитет. Эрлих разработал метод

изготовления дифтерийного антитоксина, благодаря чему были спасены миллионы детских жизней. В 1908 г. И. Мечников и П. Эрлих были удостоены Нобелевской премии за работы по теории иммунитета.

Выше мы писали об открытии в 1900 г. групп крови **К. Ландштейнером**. Он первым доказал наличие иммунологических различий индивидуумов в пределах одного вида. Известно, что организм отторгает пересаженные чужеродные ткани. В 40-х гг. XX в. было доказано, что этот процесс опосредован иммунологическими механизмами. Однако отторжение происходит не сразу и зависит от другого феномена – **иммунологической толерантности**, открытой в 1953 г. одновременно и независимо друг от друга **П. Медаваром** и **М. Гашеком.** Изучая совместно с хирургами методы пересадки кожи при лечении глубоких ожогов, П. Медавар доказал, «что механизм, с помощью которого элиминируется чужая кожа, принадлежит к общей категории активно приобретенных иммунных реакций». **Иммунологическая толерантность** (*лат.* tolerantia – терпение) – это **распознавание и специфическая терпимость** (напомним, что механизмы иммунитета, распознавая чужеродное, нетерпимы к нему).

Органы кроветворения и иммунной системы тесно связаны между собой общностью происхождения, строения и функции. **Лимфоцит является основной структурной и функциональной единицей иммунной системы.** Одно из важнейших достижений в области иммунологии – открытие двух независимых популяций лимфоцитов: тимусзависимых (Т-лимфоцитов) и независимых от тимуса (В-лимфоцитов), которые функционируют совместно.

Родоначальницей всех клеток крови и иммунной (лимфоидной) системы считают полипотентную стволовую клетку костного мозга, которая не является окончательно дифференцированной, т. е. не способна выполнять определенную специализированную функцию. Стволовые клетки костного мозга обладают

способностью делиться до 100 раз. При делении одна из дочерних клеток остается стволовой, другая дифференцируется. Однако стволовые клетки дифференцируются лишь в определенном направлении и передают свои признаки следующим клеточным поколениям. Иными словами, детерминация обусловлена генетически. В костном мозге, в его кроветворной (миелоидной) ткани, из стволовых клеток образуются клетки-предшественницы, из которых путем деления и дифференцировки по трем направлениям образуются в конечном итоге форменные элементы, поступающие в кровь: эритроциты, лейкоциты, тромбоциты.

Кроветворение у человека начинается в конце второй – начале третьей недели эмбриогенеза в стенке желточного мешка (эмбриональный гемопоэз), где впервые появляются кровяные островки. Начиная с 7 – 8-й недели эмбрионального развития кроветворение продолжается в печени. Из стволовых клеток, поступивших в печень вне сосудов (экстраваскулярно), образуются клетки крови. Кроветворение в печени продолжается до конца внутриутробного периода. В эмбриональном периоде в течение короткого времени кроветворение происходит также в селезенке и лимфатических узлах.

Кроветворение в костном мозге, который закладывается на втором месяце эмбрионального развития, начинается на 12-й неделе эмбриогенеза и продолжается в течение всей жизни человека. Из стволовых клеток экстраваскулярно развиваются клетки крови – эритроциты (эритропоэз), гранулоциты (гранулоцитопоэз) и тромбоциты (тромбоцитопоэз). Здесь же из стволовых клеток формируются моноциты, относящиеся к макрофагальной системе (моноцитопоэз), и клетки иммунной системы – В-лимфоциты (лимфоцитопоэз). Стволовые клетки выселяются также из костного мозга в тимус, где они дифференцируются в Т-лимфоциты. *Кроветворным органом у человека после его рождения является только костный мозг.*

Иммунная система объединяет органы и ткани, обеспечивающие защиту организма от генетически чужеродных клеток или веществ, поступающих извне или образующихся в организме. К органам иммунной системы (лимфоидным органам), по современным данным, относятся все органы, которые участвуют в образовании клеток, осуществляющих защитные реакции организма: лимфоцитов, плазматических клеток. Иммунные органы построены из лимфоидной ткани, которая представляет собой ретикулярную строму и расположенные в ее петлях клетки лимфоидного ряда: лимфоциты различной степени зрелости, молодые и зрелые плазматические клетки, а также макрофаги и другие клеточные элементы. К органам иммунной системы относят: костный мозг, тимус, скопления лимфоидной ткани, расположенные в стенках полых органов пищеварительной, дыхательной систем и мочеполового аппарата (миндалины, лимфоидные (пейеровы) бляшки тонкой кишки, одиночные лимфоидные узелки в слизистых оболочках внутренних органов), лимфатические узлы, селезенку (рис. 214). Костный мозг и тимус, в которых из стволовых клеток дифференцируются лимфоциты, относятся к центральным органам иммунной системы, остальные являются периферическими органами иммуногенеза – в эти органы лимфоциты выселяются из центральных органов иммуногенеза. Центральные органы иммунной системы расположены в хорошо защищенных от внешних воздействий местах. Периферические органы иммунной системы расположены на путях возможного внедрения в организм генетически чужеродных веществ или на путях следования таких веществ, образовавшихся в самом организме.

Стволовые клетки, поступающие из костного мозга в кровь, уже на 7 – 8-й неделе эмбрионального развития заселяют тимус, где осуществляется дифференцировка Т-лимфоцитов (тимусзависимых). В-лимфоциты (буро-зависимые, не зависящие в своей дифференцировке

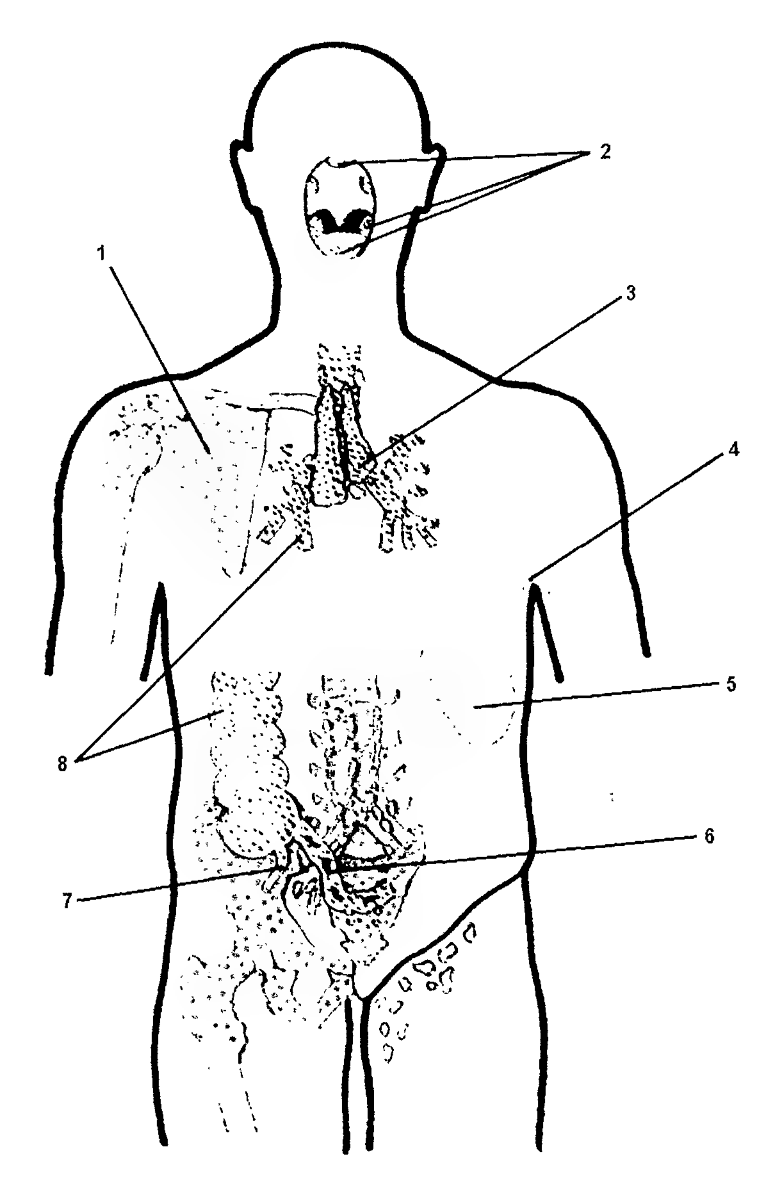


Рис. 214. *Схема расположения центральных и периферических органов иммунной системы у человека:*

1 – костный мозг; 2 – миндалины лимфоидного глоточного кольца; 3 – тимус; 4 – лимфатические узлы (подмышечные); 5 – селезенка; 6 – лимфоидная (пейерова) бляшка; 7 – аппендикс; 8 – лимфоидные узелки

от тимуса) развиваются из стволовых клеток в самом костном мозге, который в настоящее время рассматривается у человека в качестве аналога бурсы (сумки) Фабрициуса (клеточного скопления в стенке клоачного отдела кишки у птиц). Обе эти популяции лимфоцитов (Т- и В-лимфоциты) с током крови поступают из тимуса и костного мозга в периферические органы иммунной системы. Следует подчеркнуть, что все лимфоциты возникают из полипотентных стволовых кроветворных клеток.

Органы иммунной системы вырабатывают иммунокомпонентные клетки, в первую очередь лимфоциты, а также плазмоциты (плазматические клетки), включают их в иммунный процесс, распознают и уничтожают проникшие в организм или образовавшиеся в нем клетки и другие чужеродные вещества, «несущие на себе признаки генетически чужеродной информации» (Р. В. Петров). **Антигены** (*греч.* anti – приставка, обозначающая противоположность, genos – род, происхождение) – это вещества, которые несут признаки генетической чужеродности. При их введении в организм развиваются специфические иммунологические реакции, в нем образуются нейтрализующие их защитные вещества – **антитела**, являющиеся иммуноглобулинами (*гуморальный иммунитет*), или специфически реагирующими лимфоцитами (*клеточный иммунитет*). Т-лимфоциты обеспечивают осуществление клеточного (в основном) и гуморального иммунитета; они уничтожают чужеродные, а также собственные измененные или погибшие клетки. В-лимфоциты выполняют функции гуморального иммунитета. Производные В-лимфоцитов – плазматические клетки – синтезируют и выделяют в кровь и в секреты желез антитела, которые способны вступать в соединение с соответствующими антигенами и нейтрализовать их. Антитела связываются с антигенами, что дает возможность поглощать их фагоцитами. Антитела специфичны. Известно, что после некоторых инфекционных заболеваний, например дифтерии, человек не заболевает повторно.

У него возникает активный иммунитет. Но если перелить ребенку, не болевшему дифтерией, сыворотку крови человека, переболевшего ею, то первый становится невосприимчивым к дифтерии, т. е. у него возникает пассивный иммунитет.

Большинство из имеющихся в организме лимфоцитов являются рецикулирующими (многократно циркулирующими) между различными средами обитания: органы иммунной системы, где эти клетки образуются, лимфатические сосуды, кровь, вновь органы иммунной системы и т. д. При этом считают, что в костный мозг и тимус лимфоциты повторно не попадают. Общая масса лимфоцитов в теле взрослого человека равна примерно 1500 г ($6 \div 10^{12}$ клеток). У новорожденного общая масса лимфоцитов в среднем составляет 150 г.

Большинство циркулирующих лимфоцитов – это малые лимфоциты диаметром около 8 мкм. Именно малый лимфоцит является главной иммунокомпетентной клеткой. Основное свойство клеток иммунной системы – их способность взаимодействовать с огромным количеством антигенов. В настоящее время общепринята точка зрения, согласно которой каждый В-лимфоцит программируется в кроветворной миелоидной ткани, а каждый Т-лимфоцит – в корковом веществе тимуса. В процессе программирования на плазмалемме появляются белки-рецепторы, комплементарные определенному антигену. Связывание данного антигена с рецептором вызывает каскад реакций, которые приводят к пролиферации данной клетки и образованию множества потомков, реагирующих только с данным антигеном.

Одним из важнейших свойств иммунной системы является иммунологическая память. В результате первой встречи запрограммированного лимфоцита с определенным антигеном образуются две категории клеток: эффекторные, которые немедленно выполняют специфическую функцию – секретируют антитела или реализуют клеточные реакции, и клетки памяти, которые циркулируют длительное время. При повторном

поступлении данного антигена они быстро превращаются в лимфоциты-эффекторы, которые вступают в реакцию с антигеном. При каждом делении запрограммированного лимфоцита после его встречи с антигеном количество клеток памяти увеличивается.

В результате реакции с антигеном *Т-лимфоциты* активизируются, увеличиваются, делятся. Каждая из дочерних клеток дифференцируется в определенную субпопуляцию. Различают пять субпопуляций Т-лимфоцитов, каждая из которых обусловливает определенный ответ. Т-клетки – киллеры (*англ.* to kill – убивать), при встрече со специфической чужеродной клеткой вызывают ее гибель. Т-супрессоры подавляют иммунный ответ В-лимфоцитов и других Т-лимфоцитов на антигены. *В-лимфоциты* являются предшественниками плазматических клеток, синтезирующих и секретирующих антитела. Однако для осуществления ответа В-лимфоцитов на антиген необходима их кооперация с Т-клетками – хелперами (*англ.* to help – помогать), которые выделяют Т-хелперный фактор. В-лимфоцит активируется лишь при наличии Т-хелперного фактора. Иными словами, для осуществления иммунного ответа совершенно необходима кооперация Т- и В-лимфоцитов. Однако для реализации иммунного ответа недостаточно лишь Т- и В-лимфоцитов. Согласно современной трехклеточной схеме кооперации образование антител осуществляется благодаря совместной функции макрофага, Е- и В-лимфоцитов. При этом макрофаг передает антиген В-лимфоциту, но лишь после воздействия Т-хелперного фактора лимфоцит начинает размножаться и дифференцироваться в плазматическую клетку.

Один В-лимфоцит производит сотни плазматических клеток. Плазматические клетки – это микроскопические фабрики, каждая из которых вырабатывает огромное количество антител, готовых сразиться со строго определенным антигеном. **Антитела – это иммуноглобулины** (Ig). Известно пять типов Ig: IgA, IgD, IgE, IgG и IgM. Около 75% всех Ig – это IgG, которые

вместе с IgM воздействуют на бактерии и вирусы, IgA защищают слизистые оболочки пищеварительной, дыхательной, мочевой и половой систем, IgE участвуют в аллергических реакциях. Увеличение содержания IgM в организме свидетельствует об остром, недавно начавшемся заболевании; увеличение IgG – о хроническом процессе.

Помимо этого, лимфоциты вырабатывают лимфокины, среди них **интерферон**, который образуется под воздействием вируса. Интерферон, в свою очередь, стимулирует неинфицированные клетки к выработке противовирусных белков. При этом интерферон активен не только против вируса, вызвавшего его образование, но и против других вирусов. Кроме того, интерферон способствует увеличению числа Т-лимфоцитов.

Макрофаги вырабатывают **интерлейкин I**, который также способствует увеличению количества Т-лимфоцитов, последние, в свою очередь, вырабатывают **интерлейкин II**, активирующий В-лимфоциты. Как оказалось, интерлейкин II эффективен в борьбе против злокачественных опухолей.

Итак, основная функция иммунной системы – это нейтрализация, разрушение или удаление генетически чужеродных веществ, попадание которых в организм и вызывает развитие иммунного ответа. Иммунитет специфичен.

Длительность жизни циркулирующих Т-лимфоцитов достигает 4 – 6 месяцев. В отличие от них, В-лимфоциты рециркулируют медленнее, но продолжительность их жизни исчисляется несколькими неделями.

КОСТНЫЙ МОЗГ

Костный мозг является одновременно органом кроветворения и иммунной системы. Выделяют красный костный мозг, который у взрослого человека располагается в ячейках губчатого вещества плоских и коротких костей, эпифизов длинных костей, и желтый

костный мозг, заполняющий костномозговые полости диафизов длинных (трубчатых) костей. Общая масса костного мозга у взрослого человека равна примерно 2,5 – 3 кг (4,5 – 4,7% массы тела). Около половины его составляет красный костный мозг, остальное – желтый.

Красный костный мозг состоит из стромы и кроветворных клеток на разных стадиях развития. В нем содержатся стволовые кроветворные клетки – предшественники всех клеток крови и лимфоцитов. Ретикулярная ткань в виде ретикулярных клеток и волокон образует трехмерный каркас костного мозга. В его петлях находятся молодые и зрелые клетки крови, макрофаги, тучные и другие клетки. Костный мозг располагается в виде шнуров цилиндрической формы вокруг артериол. Шнуры отделены друг от друга синусоидными капиллярами, стенки которых образованы эндотелиальными клетками, лежащими на тонкой базальной мембране. Созревшие клетки крови проникают в просветы синусоидов через временные миграционные поры, образующиеся в цитоплазме эндотелиальных клеток только в момент прохождения клеток.

У новорожденного ребенка красный костный мозг занимает все костномозговые полости. Жировые клетки в красном костном мозге впервые появляются после рождения (1 – 6 месяцев). После 4 – 5 лет красный костный мозг в диафизах трубчатых костей постепенно начинает замещаться желтым костным мозгом. К 20 – 25 годам *желтый костный мозг* полностью заполняет костномозговые полости диафизов трубчатых костей. Желтый костный мозг представлен в основном жировой тканью, которая заместила ретикулярную. Что касается костномозговых полостей плоских костей, то в них жировые клетки составляют до 50% объема костного мозга. В старческом возрасте костный мозг приобретает слизеподобную консистенцию (желатиновый костный мозг).

ТИМУС

Тимус является центральным органом иммунной системы, в котором из кроветворных стволовых клеток созревают и дифференцируются Т-лимфоциты, ответственные за реакции клеточного и гуморального иммунитета. Поступающие в вилочковую железу из костного мозга с током крови стволовые клетки, пройдя ряд промежуточных стадий, превращаются в конечном итоге в Т-лимфоциты. В дальнейшем Т-лимфоциты поступают в кровь и лимфу, покидают с их током тимус и заселяют тимусзависимые зоны периферических органов иммунной системы (селезенки, лимфатических узлов). Тимус секретирует также вещества, влияющие на дифференцировку Т-лимфоцитов.

Тимус, располагающийся за грудиной в передней части верхнего средостения, состоит из двух вытянутых в длину асимметричных по величине долей – правой и левой, сросшихся друг с другом в средней их части или тесно соприкасающихся на уровне их середины. Тимус достигает максимальных размеров к периоду полового созревания. Его масса в 10 – 15 лет составляет в среднем 37,5 г. После 16 лет масса тимуса постепенно уменьшается и в 16 – 20 лет равняется в среднем 25,5 г, а в 21 – 35 лет – 22,3 г (Л. К. Желобов). Лимфоидная ткань тимуса не исчезает полностью даже в старческом возрасте. Она сохраняется, но в значительно меньшем количестве, чем в детском и подростковом возрасте. Масса тимуса в 50 – 90 лет равна 13,4 г. В паренхиме тимуса рано появляется жировая ткань. Если у новорожденного соединительная ткань составляет только 7% массы тимуса, то в 20 лет доля соединительной и жировой ткани достигает 40%, а у лиц старше 50 лет – до 90%.

Паренхима тимуса состоит из более темного, расположенного по периферии долек *коркового вещества* и более светлого мозгового, занимающего центральную часть долек. С возрастом зона коркового вещества становится тоньше, преобладающим постепенно становится

мозговое вещество. Строма тимуса представлена сетью ретикулярных клеток и ретикулярных волокон, а также звездчатой формы эпителиоретикулоцитов, соединяющихся между собой с помощью отростков. В петлях этой сети находятся лимфоциты тимуса (тимоциты), а также небольшое количество плазматических клеток, макрофагов, гранулоцитов. В корковом веществе лимфоциты лежат более плотно, чем в мозговом. Характерным для *мозгового вещества* является наличие в нем слоистых телец тимуса (телец Гассаля), плотных, образованных концентрически лежащими, измененными, сильно уплощенными эпителиальными клетками. После 30 – 50 лет редко встречаются мелкие тельца.

ЛИМФОИДНАЯ ТКАНЬ СТЕНОК ОРГАНОВ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ И ДЫХАТЕЛЬНОЙ СИСТЕМ

Миндалины – нёбная и трубная (парные), язычная и глоточная (непарные), расположенные в области зева, корня языка и носовой части глотки – образуют защитное кольцо в области глотки. Они представляют собой скопления диффузной лимфоидной ткани, содержащие небольшие плотные – лимфоидные – узелки (фолликулы), расположенные в собственной пластинке слизистой оболочки.

Язычная миндалина залегает в собственной пластинке слизистой оболочки корня языка в виде скопления лимфоидной ткани. Она достигает наиболее крупных размеров к 14 – 20 годам и состоит из 80 – 90 лимфоидных узелков (фолликулов), число которых наиболее велико в детском, подростковом и юношеском возрасте. Основными клеточными элементами узелков являются лимфоциты (до 95 – 98%).

Парная *нёбная миндалина* неправильной овоидной формы располагается в миндаликовой ямке (бухте), которая представляет собой углубление между нёбно-язычной и нёбно-глоточной дужками. В собственной

пластинке слизистой оболочки миндалины располагаются округлые лимфоидные узелки. Наибольшее количество их наблюдается в возрасте от 2 до 16 лет. К 8 – 13 годам миндалины достигают наибольших размеров, которые сохраняются примерно до 30 лет. Разрастание соединительной ткани внутри нёбной миндалины особенно интенсивно происходит после 25 – 30 лет наряду с уменьшением количества лимфоидной ткани. После 40 лет в лимфоидной ткани редко встречаются мелкие лимфоидные узелки.

Непарная *глоточная миндалина* располагается в области свода и отчасти задней стенки глотки, между отверстиями правой и левой слуховых труб. В этом месте имеется 4 – 6 поперечно и косо ориентированных, разделенных бороздами толстых складок слизистой оболочки, внутри которых находится лимфоидная ткань глоточной миндалины. Глоточная миндалина достигает наибольших размеров в 8 – 20 лет, после 30 лет величина ее постепенно уменьшается.

Парная *трубная миндалина* находится в области трубного валика, отграничивающего сзади глоточное отверстие слуховой трубы. Миндалина представляет собой скопление лимфоидной ткани в собственной пластинке слизистой оболочки, содержащее единичные округлые лимфоидные узелки. Трубная миндалина достигает наибольшего развития в возрасте 4 – 7 лет. Возрастная инволюция ее начинается в подростковом и юношеском возрасте.

В толще слизистой оболочки и подслизистой основы органов пищеварительной системы (глотки и пищевода, желудка, тонкой и толстой кишки, желчного пузыря), а также органов дыхания (гортани, трахеи, крупных бронхов) имеются *одиночные лимфоидные узелки*. Они располагаются как сторожевые посты на протяжении всей длины указанных органов, на различном расстоянии друг от друга и на различной глубине.

Групповые лимфоидные узелки червеобразного отростка (аппендикса) в период их максимального

развития (после рождения и до 16 – 17 лет) располагаются в слизистой оболочке и в подслизистой основе на всем его протяжении. Групповые узелки состоят из одиночных узелков, общее количество которых в стенке аппендикса у детей и подростков достигает 450 – 550 штук. После 30 – 40 лет число узелков заметно уменьшается. У людей старше 60 лет лимфоидные узелки в стенке червеобразного отростка встречаются редко.

Групповые (обобщенные) лимфоидные узелки, или – как их называли ранее – пейеровы бляшки, располагающиеся главным образом в стенке подвздошной кишки, имеют вид плоских образований преимущественно овальной или круглой формы, чуть-чуть выступающих в просвет кишки. Количество их в детском возрасте достигает 50, в 16 – 17 лет составляет 33 – 37. После 40 лет оно не превышает 20, а после 60 лет – 16. Групповые лимфоидные узелки построены из одиночных узелков, между которыми располагаются тонкие пучки соединительнотканных волокон.

ЛИМФАТИЧЕСКИЕ УЗЛЫ

Лимфатические узлы являются органами иммунной системы, лежащими на пути следования лимфы от органов и тканей к лимфатическим протокам и лимфатическим стволам. К выпуклой стороне каждого лимфатического узла подходит 4 – 6 и более приносящих лимфатических сосудов. После прохождения через лимфатический узел лимфа выходит из него через 2 – 4 выносящих лимфатических сосуда, которые направляются или к следующему лимфатическому узлу этой же или соседней группы узлов, или к крупному коллекторному сосуду – протоку или стволу. Лимфатические узлы располагаются группами, состоящими из двух узлов и более. К одним узлам лимфа поступает по лимфатическим сосудам непосредственно от органов и тканей. К другим лимфа следует после прохождения ее через один из предыдущих узлов.

Величина лимфатических узлов колеблется от 0,5 – 1 мм до 7,5 см. Они имеют овальную, округлую или бобовидную форму. Реже встречаются узлы лентовидной и сегментарной формы. Каждый лимфатический узел покрыт соединительнотканной капсулой, от которой внутрь узла отходят ответвления соединительной ткани различной длины – капсулярные трабекулы (перекладины). В том месте, где из лимфатического узла выходят выносящие лимфатические сосуды, узел имеет небольшое вдавление – ворота, от которого в паренхиму лимфатического узла отходят воротные (хиларные) трабекулы.

Внутри лимфатического узла между трабекулами находится строма, содержащая ретикулярные волокна и ретикулярные клетки, образующие трехмерную сеть, в петлях которой располагаются клеточные элементы лимфоидного ряда. В паренхиме различают корковое и мозговое вещество. Корковое вещество занимает периферические отделы узла, более светлое мозговое вещество лежит ближе к воротам узла в его центральной части. В *корковом веществе* располагаются лимфоидные узелки округлой формы диаметром 0,5 – 1 мм, представляющие собой скопления лимфоидных клеток, главным образом В-лимфоцитов. Вокруг лимфоидных узелков располагается диффузная лимфоидная ткань. Кнутри от узелков, непосредственно на границе с мозговым веществом, находится полоса лимфоидной ткани, получившая название тимусзависимой паракортикальной зоны (околокорковое вещество), содержащей преимущественно Т-лимфоциты.

Паренхима *мозгового вещества* представлена мякотными тяжами, которые соединяются друг с другом, образуя сложные переплетения. Между мякотными тяжами располагаются мозговые промежуточные синусы. Мякотные тяжи являются зоной скопления В-лимфоцитов (как и лимфоидные узелки); здесь находятся также плазматические клетки, макрофаги. Паренхима лимфатического узла пронизана густой сетью каналов – лимфатическими синусами, по которым поступающая

в узел лимфа течет от подкапсульного (краевого) синуса к воротному. Непосредственно под капсулой узла, между капсулой и паренхимой, находится подкапсульный (краевой) синус. В него впадают приносящие лимфатические сосуды, несущие лимфу или от органа, для которого этот узел является регионарным, или от предыдущего лимфатического узла. От подкапсульного синуса в паренхиму узла вдоль капсульных трабекул уходят промежуточные синусы коркового и мозгового вещества. Последние достигают ворот лимфатического узла и впадают в воротный синус, из которого берут начало выносящие лимфатические сосуды. В воротный синус впадает также подкапсульный (краевой) синус, охватывающий паренхиму органа по периферии и заканчивающийся в области ворот узла.

Слой клеток, образующих стенки синусов, обращенные к лимфоидной ткани, прерывист, через них легко могут проникать из коркового и мозгового вещества в лимфу и в обратном направлении лимфоциты, макрофаги и другие активно передвигающиеся клетки. В просвете синусов имеется мелкопетлистая сеть, образованная ретикулярными волокнами и клетками. В петлях этой сети могут задерживаться поступающие в лимфатический узел вместе с лимфой инородные частицы (угольная, табачная пыль), микроорганизмы, опухолевые клетки. Частицы пыли переносятся макрофагами в паренхиму узла и там откладываются; остатки разрушающихся клеток, попавшие в ток лимфы, уничтожаются; опухолевые клетки могут дать начало в лимфатическом узле вторичной опухоли (метастазу).

СЕЛЕЗЕНКА

Селезенка находится на пути тока крови к печени. Она располагается в брюшной полости, в левом подреберье, на уровне между IX – XI ребрами. Масса селезенки у взрослого мужчины составляет 192 г, у женщины – 153.

Селезенка выполняет многочисленные функции. Во внутриутробном периоде в ней образуются эритроциты и лимфоциты. После рождения селезенка не является кроветворным органом, лишь при некоторых патологических состояниях в ней происходит кроветворение. В селезенке осуществляются важные иммунологические реакции. Антигены, циркулирующие в крови, попадают в паренхиму селезенки, активируют лимфоциты, способствуя их превращению в плазматические клетки, продуцирующие антитела. Макрофаги селезенки фагоцитируют форменные элементы крови, и в первую очередь эритроциты. При переваривании эритроцитов освобождающееся из гемоглобина железо всасывается в кровь и повторно используется в костном мозге. Часть разрушенного гемоглобина превращается макрофагами в билирубин. В селезенке депонируется кровь и накапливаются клетки крови, включая тромбоциты.

Строма селезенки образована ретикулярной тканью, в петлях которой расположены клетки крови, образующие паренхиму селезенки – ее пульпу. Различают белую и красную пульпы. *Белая пульпа* представляет собой типичную лимфоидную ткань, из которой состоят лимфоидные узелки (фолликулы) селезенки и лимфатические периартериальные влагалища, располагающиеся внутри красной пульпы, которые в виде муфт окружают пульпарные артерии или начальные отделы центральных артерий селезенки. Каждое лимфатическое влагалище представляет собой периартериальную ретикулярную ткань, густо заполненную лимфоцитами. *Красная пульпа* занимает примерно 75 – 85% всей массы селезенки. В петлях ретикулярной ткани красной пульпы расположены лимфоциты, зернистые и незернистые лейкоциты, макрофаги, эритроциты, в том числе распадающиеся, и другие клетки. Образованные этими клетками селезеночные тяжи залегают между венозными синусами.

НЕСПЕЦИФИЧЕСКАЯ СОПРОТИВЛЯЕМОСТЬ ОРГАНИЗМА

Наряду с иммунитетом организм человека обладает неспецифической сопротивляемостью, которая зависит от многочисленных факторов. К ним относится непроницаемость здоровой кожи и слизистых оболочек для микроорганизмов; непроницаемость гисто-гематических барьеров; наличие бактерицидных веществ в биологических жидкостях организма (слюна, слеза, спинномозговая жидкость, кровь); выделение вирусов почками; фагоцитарная система (макрофаги и микрофаги – нейтрофильные гранулоциты); гидролитические ферменты; интерферон; лимфокины; система комплемента и др. Неспецифические защитные факторы обеззараживают даже вещества, с которыми организм ранее не встречался. Специфические – начинают действовать после первичного контакта с антигеном.

Система комплемента – это группа белков, которые циркулируют в крови. В обычных условиях они неактивны, при активации они участвуют в защитных реакциях. Факторы комплемента (C_1, C_2, C_3 ... C_9) функционируют координированно. Один из белков-комплементов присоединяется к бактерии, затем к нему присоединяется второй, ко второму третий и т. д. Затем они нарушают целостность клеточной стенки бактерии, в результате чего она погибает. Комплемент связывается с комплексом антиген-антитело, в результате чего антитела осуществляют свое разрушающее действие (гемолитическое, бактериолитическое, цитотоксическое). Кроме того, факторы комплемента могут разрушать молекулярную структуру антигенов, изменять их поверхность, так что они склеиваются между собой. Комплемент стимулирует приток нейтрофилов и макрофагов в очаг поражения. Фагоциты (нейтрофилы и макрофаги) пожирают инородные объекты, первые – от 5 до 20, вторые – до 100. Кроме того, макрофаги уничтожают и мертвых нейтрофилов.

➲ Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Какие функции выполняет иммунная система?

2. Какие этапы кроветворения вы знаете?

3. Как происходит кроветворение в эмбриональном периоде?

4. Что такое антиген и антитело?

5. Какие образования относят к центральным органам иммунной системы, какие – к периферическим? Почему?

6. Что такое лимфоидная ткань?

7. Как устроен карсный костный мозг?

8. Как устроен тимус?

9. Какие популяции лимфоцитов выделяют в иммунной системе?

10. Перечислите закономерности строения органов иммунной системы.

11. Какие морфологические признаки являются общими для всех периферических органов иммунной системы?

12. В стенках каких органов располагаются лимфоидные узелки? Как они устроены?

13. Как устроены миндалины?

14. Как устроены лимфатические узлы?

15. Как устроена селезенка?

16. Какие факторы обусловливают неспецифическую сопротивляемость организма?

НЕРВНАЯ СИСТЕМА

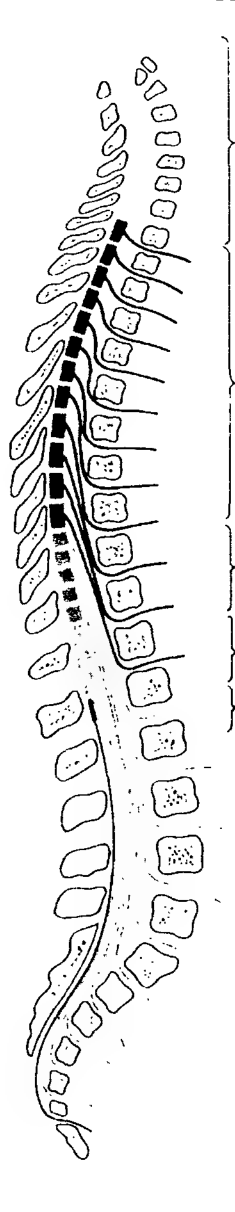
Нервная система обеспечивает интеграцию всех частей организма в единое целое, осуществляет умственную деятельность, связь организма с внешней средой (ощущения), управляет движениями, регулирует все функции, включая человеческую сексуальность и репродукцию (продолжение рода). Нервная система человека, в отличие от нервной системы высших животных, богата уникальными структурами и связями, которые являются морфофизиологическими субстратами мышления, творчества, членораздельной речи, трудовой деятельности. *Все функции, включая умственную деятельность, осуществляют группы нервных клеток, связанных между собой многочисленными синапсами.* Напомним, что структурно-функциональной единицей нервной системы является нейрон. Основная его функция – получение, переработка, проведение и передача информации.

Нервную систему человека подразделяют на центральную и периферическую. К центральной нервной системе относят спинной и головной мозг, к периферической – отходящие от них парные спинномозговые и черепные нервы с корешками, их ветви, нервные окончания и ганглии (нервные узлы, образованные телами нейронов).

Существует еще одна классификация, согласно которой единую нервную систему также условно подразделяют на две части: соматическую (анимальную) и вегетативную (автономную). Первая иннервирует главным образом тело (кости, скелетные мышцы, кожу) и обеспечивает связь организма с внешней средой. Вегетативная (автономная) нервная система иннервирует все внутренности, железы (в том числе и эндокринные), гладкие мышцы органов и кожи, сосуды и сердце, а также обеспечивает обменные процессы во всех органах и тканях.

ЦЕНТРАЛЬНАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА (ЦНС)

СПИННОЙ МОЗГ



Спинной мозг, расположенный в позвоночном канале, разделен на две половины. На его боковых поверхностях симметрично входят задние (афферентные) и выходят передние (эфферентные) корешки спинномозговых нервов. Участок спинного мозга, соответствующий каждой паре корешков, называется *сегментом*. В пределах спинного мозга выделяют сегменты шейные (I – VIII), грудные (I – XII), поясничные (I – V), крестцовые (I – V) и копчиковые (I – III). Длина спинного мозга в среднем 45 см у мужчин и 41 – 42 см у женщин, масса 34 – 38 г (рис. 215).

На поперечном разрезе спинного мозга видно расположенное внутри серое вещество и окружающее его со всех сторон белое (рис. 216).

Серое вещество образовано телами нервных клеток, которых в спинном мозге насчитывают около 13 млн, началом их отростков, клетками глии. Клетки,

Рис. 215. *Топография сегментов спинного мозга:*

1 – шейные сегменты (C_I – C_{VIII});
2 – грудные сегменты (Th_I – Th_{XII});
3 – поясничные сегменты (L_I – L_V);
4 – крестцовые сегменты (S_I – S_V);
5 – копчиковые сегменты (Co_I – Co_{III})

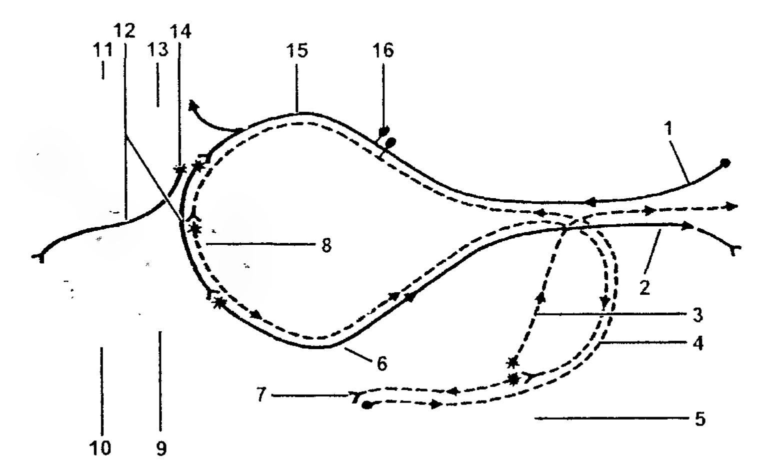


Рис. 216. *Спинной мозг (поперечный разрез) и рефлекторная дуга:*

1 – афферентное нервное волокно; 2 – эфферентное нервное волокно; 3 – серая (соединительная) ветвь; 4 – белая (соединительная) ветвь; 5 – узел симпатического ствола; 6 – передний корешок спинномозгового нерва; 7 – нервные окончания; 8 – латеральный (боковой) рог; 9 – передний рог спинного мозга; 10 – передняя срединная щель; 11 – задняя срединная борозда; 12 – вставочный нейрон; 13 – белое вещество; 14 – задний рог; 15 – задний корешок спинномозгового нерва; 16 – спинномозговой узел; сплошной линией показана рефлекторная дуга соматической нервной системы, пунктирной – вегетативной нервной системы

имеющие одинаковое строение и выполняющие одинаковые функции, образуют ядра серого вещества. В сером веществе различают передние, задние, а в грудном (от I грудного до II – III поясничного сегментов) и боковые столбы. На поперечном разрезе видны одноименные рога. В передних столбах (передних рогах) серого вещества залегают двигательные нейроны, образующие *ядра*, являющиеся *двигательными соматическими центрами*. Их аксоны выходят в составе передних корешков, а затем спинномозговых нервов и направляются на периферию, иннервируя скелетные мышцы. В задних – залегают ядра, образованные мелкими вставочными нейронами, к которым в составе задних, или чувствительных, корешков направляются аксоны клеток, расположенных в спинномозговых узлах.

Отростки вставочных нейронов осуществляют связь с нервными центрами головного мозга, а также с несколькими соседними сегментами, с нейронами, расположенными в передних рогах своего сегмента, выше и ниже лежащих сегментов, т. е. связывают афферентные нейроны спинномозговых узлов с нейронами передних рогов. В боковых рогах расположены центры симпатической части вегетативной нервной системы.

Белое вещество спинного мозга представлено отростками нервных клеток. Совокупность этих отростков составляет три *системы пучков (тракты*, или *проводящие пути)* спинного мозга: 1) короткие пучки *ассоциативных волокон*, связывающие сегменты спинного мозга, расположенные на различных уровнях; 2) *восходящие (афферентные, чувствительные) пучки*, направляющиеся к центрам большого мозга и мозжечка; 3) *нисходящие (эфферентные, двигательные) пучки*, идущие от головного мозга к клеткам передних рогов спинного мозга.

ГОЛОВНОЙ МОЗГ

Головной мозг располагается в полости мозгового черепа, форма которого определяется формой мозга, некоторыми этническими особенностями, полом и возрастом. Масса мозга взрослого человека около 1500 г (от 1100 до 2000, т. е. диапазон крайних индивидуальных значений очень велик). В свою очередь, это давало и дает основания выдвигать представления о зависимости от массы мозга гениальности; предначертанности поведения преступников; об умственном преобладании мужчин над женщинами. Однако это не соответствует действительности. Абсолютная масса мозга не позволяет судить об интеллекте человека. Любопытные цифры приводит М. А. Гремяцкий: масса мозга Тургенева была равна 2012 г, Кромвеля – 2000, Байрона – 2238, Кювье – 1830, Шиллера – 1871, Теккерея – 1294, поэта Уитмена – 1282, врача Деллингера – 1207,

Анатоля Франса – 1017 г. Несмотря на то что масса мозга А. Франса была почти в два раза меньше массы мозга И. Тургенева, оба они были гениальными писателями и мыслителями.

Интегративная деятельность головного мозга обеспечивает целенаправленное поведение человека, его умственную деятельность.

Головной мозг подразделяют на три основных отдела: ствол, мозжечок и конечный мозг (полушария большого мозга). *Ствол* – филогенетически самая древняя часть головного мозга – включает продолговатый мозг, мост, средний и промежуточный мозг. Именно отсюда выходят черепные нервы. Самая развитая, крупная и функционально значимая часть мозга – это *полушария большого мозга.* Отделы полушарий, образующие его кору (плащ), в филогенетическом отношении наиболее новые. В плане эмбриогенеза в головном мозге выделяют передний мозг, который подразделяют на конечный и промежуточный, средний, задний и продолговатый (рис. 217, 218, 219).

Передний мозг. Конечный мозг, управляющий всей деятельностью организма, состоит из двух полушарий, которые очень хорошо развиты у человека разумного. Масса полушарий составляет около 78% общей массы головного мозга, а площадь поверхности коры полушарий человека достигает около 450 тыс. см^2, что зависит от наличия большого количества борозд и извилин. Особенного развития у человека достигают лобные доли, их поверхность составляет около 29% всей поверхности коры, а масса – более 50% массы головного мозга. Полушария большого мозга отделены друг от друга продольной щелью, в глубине которой видно соединяющее их мозолистое тело, образованное белым веществом, т. е. волокнами. Каждое полушарие состоит из пяти долей: *лобной, теменной, височной, затылочной и островковой.* Поперечная щель большого мозга отделяет затылочные доли полушарий от мозжечка. Сзади и книзу от затылочных долей расположены мозжечок и продолговатый мозг, переходящий в спинной.

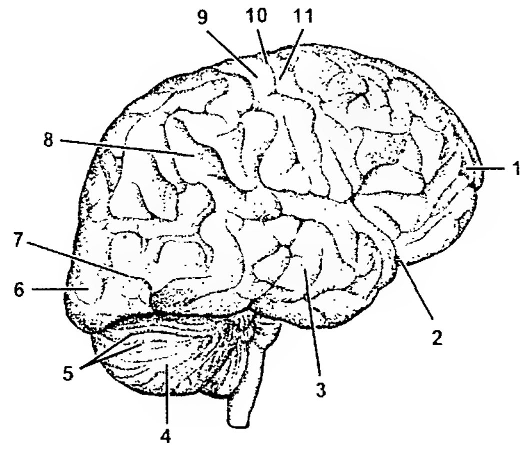


Рис. 217. *Головной мозг. Верхнелатеральная поверхность полушария:*
1 – лобная доля; 2 – латеральная борозда; 3 – височная доля; 4 – листки мозжечка; 5 – щели мозжечка; 6 – затылочная доля; 7 – теменно-затылочная борозда; 8 – теменная доля; 9 – постцентральная извилина; 10 – центральная борозда; 11 – предцентральная извилина

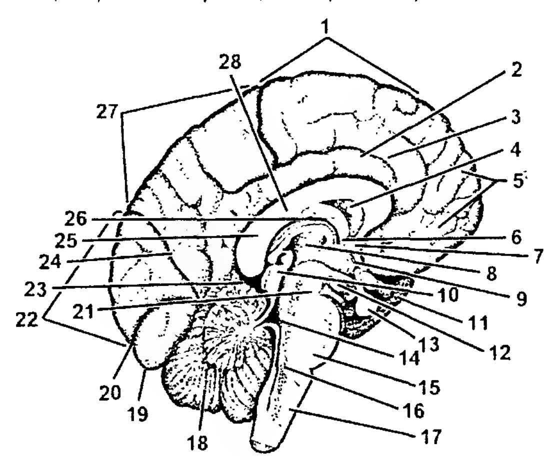


Рис. 218. *Головной мозг. Медиальная поверхность полушария:*
1 – парацентральная долька; 2 – поясная извилина; 3 – поясная борозда; 4 – прозрачная перегородка; 5 – верхняя лобная борозда; 6 – межталамическое сращение; 7 – передняя спайка: 8 – таламус; 9 – гипоталамус; 10 – четверохолмие; 11 – зрительный перекрест; 12 – сосцевидное тело; 13 – гипофиз; 14 – IV желудочек; 15 – мост; 16 – ретикулярная формация; 17 – продолговатый мозг; 18 – червь мозжечка; 19 – затылочная доля; 20 – шпорная борозда; 21 – ножка мозга; 22 – клин; 23 – водопровод среднего мозга; 24 – затылочно-височная борозда; 25 – сосудистое сплетение; 26 – свод; 27 – предклинье; 28 – мозолистое тело

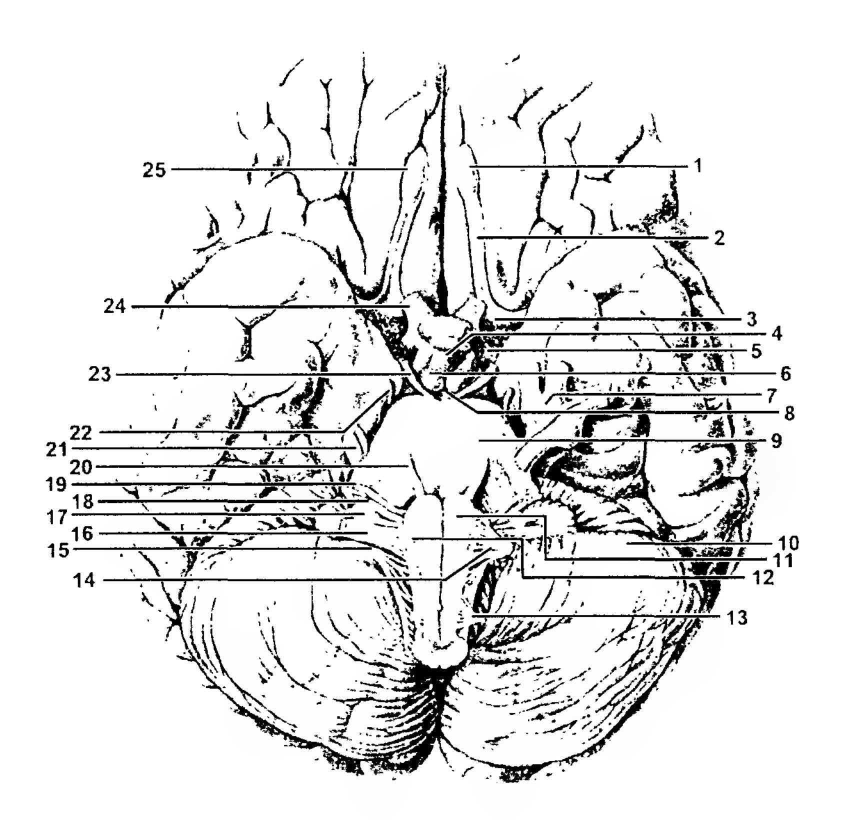


Рис. 219. *Основание головного мозга и места выхода корешков черепных нервов:*

1 – обонятельная луковица; 2 – обонятельный тракт; 3 – переднее продырявленное вещество; 4 – серый бугор; 5 – зрительный тракт; 6 – сосцевидные тела; 7 – тройничный узел; 8 – заднее продырявленное пространство; 9 – мост; 10 – мозжечок; 11 – пирамида; 12 – олива; 13 – спинномозговой нерв; 14 – подъязычный нерв; 15 – добавочный нерв; 16 – блуждающий нерв; 17 – языкоглоточный нерв; 18 – преддверно-улитковый нерв; 19 – лицевой нерв; 20 – отводящий нерв; 21 – тройничный нерв; 22 – блоковый нерв; 23 – глазодвигательный нерв; 24 – зрительный нерв; 25 – обонятельная борозда

Кора полушарий большого мозга образована серым веществом, которое лежит по периферии (на поверхности) полушарий. Толщина коры различных участков полушарий колеблется от 1,3 до 5 мм. Количество нейронов в шестислойной коре у человека достигает 10 – 14 млрд. Каждый из них связан с помощью синапсов с тысячами других нейронов. Располагаются они правильно ориентированными «колонками».

Различные рецепторы воспринимают энергию раздражения и передают ее в виде нервного импульса в кору головного мозга, где происходит анализ всех раздражений, которые поступают из внешней и внутренней среды. В коре головного мозга располагаются центры (корковые концы анализаторов, которые не имеют строго очерченных границ), регулирующие выполнение определенных функций (рис. 220). В коре постцентральной извилины и верхней теменной дольки залегают *ядра коркового анализатора чувствительности*

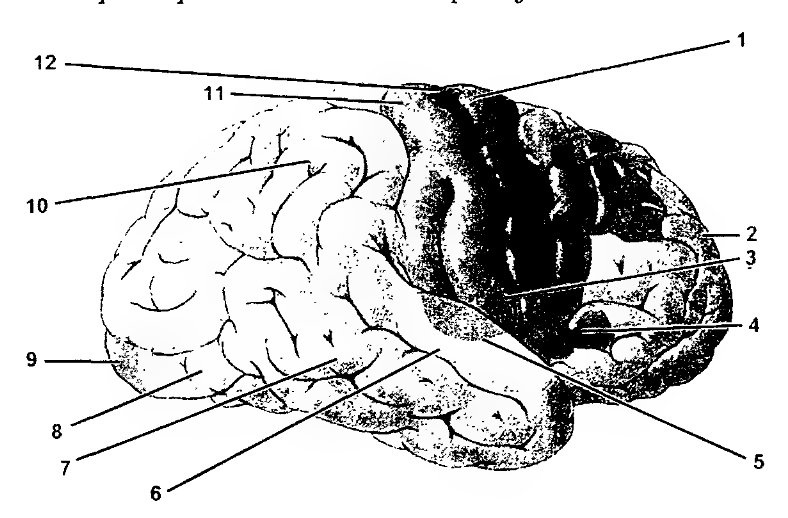


Рис. 220. *Корковые центры анализаторов:*
1 – ядро двигательного анализатора; 2 – лобная доля; 3 – ядро вкусового анализатора; 4 – двигательный центр речи (Брока); 5 – ядро слухового анализатора; 6 – височный центр речи (Вернике); 7 – височная доля; 8 – затылочная доля; 9 – ядро зрительного анализатора; 10 – теменная доля; 11 – ядро чувствительного анализатора; 12 – срединная щель

(температурной, болевой, осязательной, мышечного и сухожильного чувства) противоположной половины тела. Причем вверху расположены проекции нижних конечностей и нижних отделов туловища, а внизу проецируются рецепторные поля верхних частей тела и головы. Пропорции тела весьма искажены (рис. 221), ибо на представительство в коре кистей, языка, лица и губ приходится значительно большая площадь, чем на туловище и ноги, что соответствует их физиологической значимости.

Ядро двигательного анализатора находится главным образом в предцентральной извилине («двигательная область коры»), и здесь пропорции частей тела человека, как и в чувствительной зоне, весьма искажены (рис. 222). Размеры проекционных зон различных частей тела зависят не от их действительной величины, а от функционального значения. Так, зоны кисти в коре полушарий большого мозга значительно больше, чем зоны туловища и нижней конечности, вместе взятые. Двигательные области каждого из полушарий, весьма специализированные у человека, связаны со скелетными мышцами противоположной стороны тела. Если мышцы конечностей изолированно связаны с одним из полушарий, то мышцы туловища, гортани и глотки – с двигательными областями обоих полушарий. От двигательной коры нервные импульсы направляются к нейронам спинного мозга, а от них – к скелетным мышцам.

В коре височной доли находится *ядро слухового анализатора*. К каждому из полушарий подходят проводящие пути от рецепторов органа слуха как левой, так и правой стороны.

Ядро зрительного анализатора располагается на медиальной поверхности затылочной доли. Причем ядро правого полушария связано проводящими путями с латеральной (височной) половиной сетчатки правого глаза и медиальной (носовой) половиной сетчатки левого глаза; левого – с латеральной половиной сетчатки левого и медиальной половиной сетчатки правого глаза.

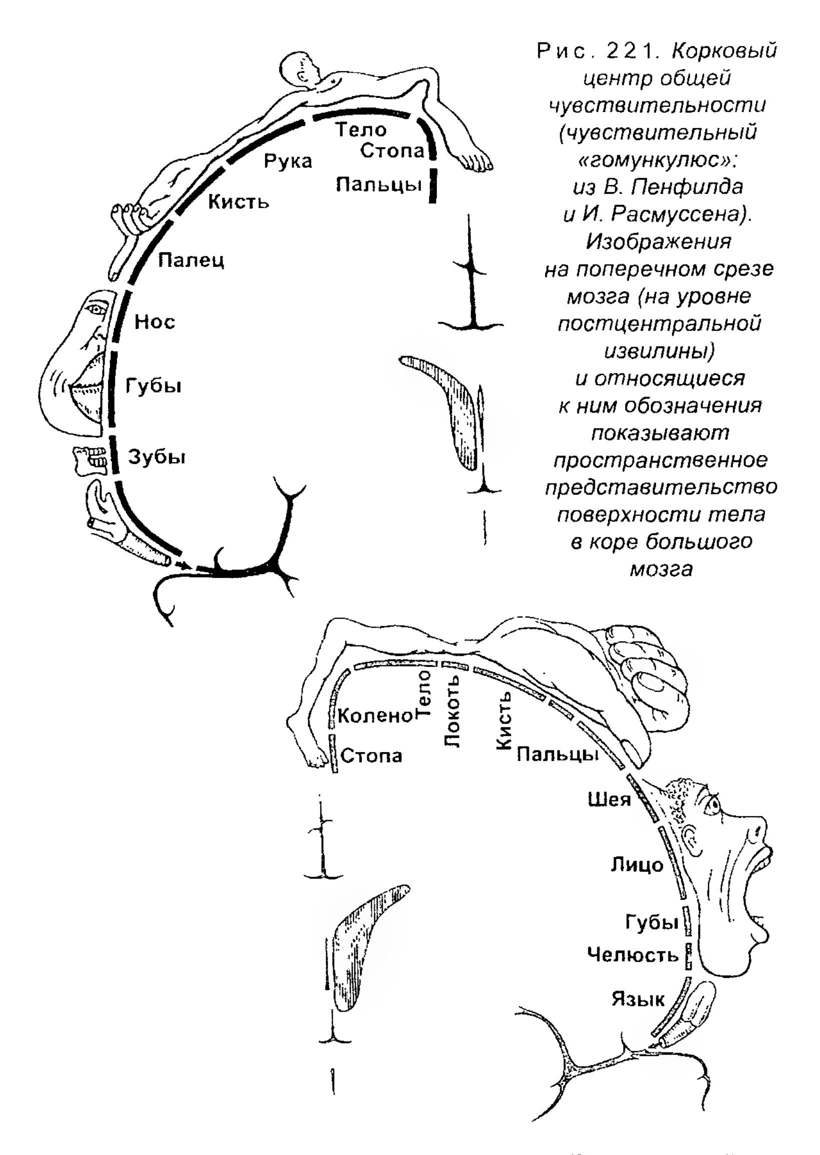


Рис. 221. *Корковый центр общей чувствительности (чувствительный «гомункулюс»; из В. Пенфилда и И. Расмуссена). Изображения на поперечном срезе мозга (на уровне постцентральной извилины) и относящиеся к ним обозначения показывают пространственное представительство поверхности тела в коре большого мозга*

Рис. 222. *Двигательная область коры (двигательный «гомункулюс»; из В. Пенфилда и И. Расмуссена). Изображение двигательного «гомункулюса» отражает относительные размеры областей представительства отдельных участков тела в коре предцентральной извилины большого мозга*

Благодаря близкому расположению *ядер обонятельного* (лимбическая система, крючок) и *вкусового анализаторов* (самые нижние отделы коры постцентральной извилины) чувства обоняния и вкуса тесно связаны между собой. Ядра вкусового и обонятельного анализаторов обоих полушарий связаны проводящими путями с рецепторами как левой, так и правой стороны.

Описанные корковые концы анализаторов осуществляют анализ и синтез сигналов, поступающих из внешней и внутренней среды организма, составляющих *первую сигнальную систему* действительности (И. П. Павлов). В отличие от первой, *вторая сигнальная система имеется только у человека и тесно связана с членораздельной речью.*

На долю корковых центров приходится лишь небольшая площадь коры больших полушарий, преобладают участки, непосредственно не выполняющие чувствительные и двигательные функции. Эти области называются *ассоциативными.* Они обеспечивают связи между различными центрами, участвуют в восприятии и обработке сигналов, объединении получаемой информации с эмоциями и информацией, заложенной в памяти. Современные исследования позволяют считать, что в ассоциативной коре расположены чувствительные центры высшего порядка (V. Mountcastle, 1974).

Речь и мышление человека осуществляются при участии всей коры полушарий большого мозга. В то же время в коре полушарий большого мозга человека имеются зоны, являющиеся центрами целого ряда специальных функций, связанных с речью. *Двигательные анализаторы устной и письменной речи* располагаются в областях коры лобной доли вблизи ядра двигательного анализатора. *Центры зрительного и слухового восприятия речи* находятся вблизи ядер анализаторов зрения и слуха. При этом речевые анализаторы у «правшей» локализируются лишь в левом полушарии, а у «левшей» – в большинстве случаев тоже слева. Однако они могут располагаться справа

или в обоих полушариях (W. Penfield, L. Roberts, 1959; S. Dimond, D. Bleizard, 1977). По-видимому, *лобные доли являются морфологической основой психических функций человека и его разума.* При бодрствовании наблюдается более высокая активность нейронов лобных долей. Определенные области лобных долей (так называемая префронтальная кора) связаны многочисленными связями с различными отделами лимбической нервной системы, что позволяет считать их корковыми отделами лимбической системы. Префронтальная кора играет наиболее важную роль в эмоциях.

В 1982 г. **Р. Сперри** был удостоен Нобелевской премии «за открытия, касающиеся функциональной специализации полушарий мозга». Исследования Сперри показали, что *кора левого полушария отвечает за вербальные* (*лат.* verbalis – словесный) *операции и речь.* Левое полушарие ответственно за понимание речи, а также за выполнение движений и жестов, связанных с языком; за математические расчеты, абстрактное мышление, интерпретацию символических понятий. *Кора правого полушария* контролирует выполнение невербальных функций, она управляет интерпретацией зрительных образов, пространственных взаимоотношений. Кора правого полушария дает возможность распознавать предметы, но не позволяет выразить это словами. Кроме того, правое полушарие распознает звуковые образы и воспринимает музыку. *Оба полушария* ответственны за сознание и самосознание человека, его социальные функции. Р. Сперри пишет: «Каждое полушарие... имеет как бы отдельное собственное мышление». При анатомическом изучении мозга были выявлены межполушарные различия. В то же время следует подчеркнуть, что оба полушария здорового мозга работают вместе, образуя единый мозг.

Базальные (подкорковые, центральные) ядра и белое вещество конечного мозга. В толще образованного нервными волокнами белого вещества имеются скопления серого, складывающегося в отдельно лежащие

ядра, которые залегают ближе к основанию мозга. Они получают информацию об активности двигательной системы (*полосатое тело, ограда и миндалевидное тело*), управляют движениями и регулируют мышечный тонус.

В толще белого вещества под мозолистым телом располагаются *боковые желудочки*, которые являются полостями полушарий большого мозга.

Промежуточный мозг, расположенный под мозолистым телом, состоит из таламуса, эпиталамуса, метаталамуса и гипоталамуса. *Таламус* (зрительный бугор) – парный, образованный главным образом серым веществом, является подкорковым центром всех видов чувствительности, в нем насчитывают несколько десятков ядер, которые получают информацию от всех органов чувств и передают ее в кору головного мозга. Таламус связан с лимбической системой, ретикулярной формацией, гипоталамусом, мозжечком, базальными ганглиями. Таламус принимает участие в высших интегративных процессах головного мозга. Таким образом, таламус фильтрует информацию, поступающую от всех рецепторов, осуществляет ее предварительную обработку и после этого направляет ее в различные области коры. Кроме того, таламус осуществляет связи между корой, с одной стороны, и мозжечком и базальными ганглиями – с другой. Иными словами, через таламус сознание контролирует автоматические движения. Обращенные друг к другу медиальные поверхности обоих зрительных бугров образуют боковые стенки полости промежуточного мозга – III желудочек. *Эпиталамус* включает эпифиз (шишковидное тело), являющийся железой внутренней секреции. Его гормоны влияют на развитие половых желез, тормозя их деятельность. Именно этот орган ранее рассматривался в качестве «третьего глаза», а иногда и локализации души. *Метаталамус* образован парными медиальным и латеральным коленчатыми телами, лежащими позади каждого зрительного бугра. Медиальное коленчатое тело, наряду с нижними

холмиками пластинки крыши среднего мозга (четверохолмия), является подкорковым центром слухового анализатора, а латеральное вместе с верхними холмиками – подкорковым центром зрительного анализатора. В свою очередь, ядра коленчатых тел связаны с корковыми центрами зрительного и слухового анализатора. К промежуточному мозгу также относят ряд структур, в которых заложены подкорковые ядра, относящиеся к обонятельному анализатору.

Гипоталамус располагается кпереди от ножек мозга и включает в себя ряд структур: расположенную кпереди зрительную и обонятельную части. К последней относится собственно подбугорье, или гипоталамус, в котором расположены центры вегетативной части нервной системы. В гипоталамусе имеются нейроны обычного типа и нейросекреторные клетки. И те и другие вырабатывают белковые секреты и медиаторы, однако в нейросекреторных клетках преобладает белковый синтез, а нейросекрет выделяется в лимфу и кровь. Эти клетки трансформируют нервный импульс в нейрогормональный.

Гипоталамус контролирует деятельность эндокринной системы человека благодаря тому, что его нейроны секретируют нейрогормоны (вазопрессин и окситоцин), а также факторы, стимулирующие или угнетающие выработку гормонов гипофизом. Иными словами, гипоталамус, масса которого не превышает 5% мозга, является центром регуляции эндокринных функций, он объединяет нервные и эндокринные регуляторные механизмы в общую нейроэндокринную систему. Гипоталамус образует с гипофизом единый функциональный комплекс, в котором первый играет регулирующую, второй – эффекторную роль.

В гипоталамусе залегают также нейроны, которые воспринимают все изменения, происходящие в крови и спинномозговой жидкости (температуру, состав, содержание гормонов и т. д.). Гипоталамус связан с корой большого мозга и лимбической системой. В гипоталамус поступает информация из центров, регулирующих

деятельность дыхательной и сердечно-сосудистой систем. В гипоталамусе расположены центры жажды, голода, центры, регулирующие эмоции и поведение человека, сон и бодрствование, температуру тела и т. д. Центры коры большого мозга корректируют реакции гипоталамуса, которые возникают в ответ на изменения внутренней среды организма. В последние годы из гипоталамуса выделены обладающие морфиноподобным действием энкефалины и эндорфины. Считают, что они влияют на поведение (оборонительные, пищевые, половые реакции) и вегетативные процессы, обеспечивающие выживание человека. Итак, *гипоталамус регулирует все функции организма, кроме ритма сердца, кровяного давления и спонтанных дыхательных движений, которые регулируются продолговатым мозгом.*

Сосцевидные тела, образованные серым веществом, являются подкорковыми центрами обонятельного анализатора. Кпереди от них расположен *серый бугор,* в котором залегают ядра вегетативной нервной системы. Они оказывают влияние на эмоциональные реакции человека (агрессия, ярость), а также учащение или замедление сердцебиений, повышение или понижение кровяного давления.

К **среднему мозгу** относят ножки мозга и крышу. *Ножки мозга* – это белые округлые довольно толстые тяжи, выходящие из моста и направляющиеся вперед в полушария большого мозга. В ножках залегают группы нейронов, выделяющиеся своим черным цветом (черное вещество), поскольку они богаты пигментом меланином. Другие пигментные образования в ножках – это красные ядра. Черное вещество и красные ядра участвуют в регуляции мышечного тонуса и подсознательных автоматических движений.

В *крыше среднего мозга* различают пластинку в виде четверохолмия. Два верхних холмика, как уже указывалось выше, являются подкорковыми центрами зрительного анализатора, а нижние – слухового

анализатора. В углублении между верхними холмиками лежит шишковидное тело (см. раздел «Эндокринная система»). *Четверохолмие – это рефлекторный центр различного рода движений, возникающих главным образом под влиянием зрительных и слуховых раздражений.* Именно здесь происходит переключение импульсов на нижележащие структуры мозга. Сильвиев водопровод – узкий канал длиной 2 см, который соединяет III и IV желудочки. Вокруг водопровода располагается центральное серое вещество, в котором заложены ретикулярная формация, ядра III и IV пар черепных нервов и др.

К **заднему мозгу** относятся мост, расположенный центрально, и лежащий позади него мозжечок. У человека **мост** (варолиев мост) достигает наибольшего развития, он выглядит в виде лежащего поперечно-утолщенного валика. Мост состоит из множества нервных волокон, связывающих кору большого мозга со спинным мозгом и с корой полушарий мозжечка. Между волокнами залегают ретикулярная формация, ядра V, VI, VII, VIII пары черепных нервов.

Мозжечок очень хорошо развит у человека в связи с прямохождением и трудовой деятельностью. Его масса у взрослого человека 120 – 160 г и составляет 8 – 12% массы головного мозга. В мозжечке различают *два полушария* и непарную срединную часть – *червь* (см. рис. 149, 150). Поверхности полушарий и червя разделяют поперечные параллельные борозды, между которыми расположены узкие длинные листки мозжечка. Благодаря этому его поверхность у взрослого человека составляет в среднем 850 см^2. Мозжечок состоит из серого и белого вещества. Белое вещество, проникая между серым, как бы ветвится, образуя белые полоски, напоминая на срединном разрезе фигуру ветвящегося дерева – «древо жизни». Это понятие является издревле символом всего существующего на Земле. Человек расположен в центре мироздания, а на «листочках этого дерева» в мозжечке якобы записаны судьбы людей.

Кора мозжечка состоит из серого вещества толщиной 1 – 1,5 мм. Кроме того, в толще белого вещества имеются скопления серого – четыре пары ядер. Волокна, связывающие мозжечок с другими отделами мозга, образуют три пары мозжечковых ножек: нижние направляются к продолговатому мозгу, средние – к мосту, верхние – к четверохолмию.

Мозжечок играет основную роль в поддержании равновесия тела, мышечного тонуса и координации движений. Из спинного мозга мозжечок получает информацию о положении частей тела и глаз. Мозжечок как бы согласовывает деятельность спинного мозга и двигательной коры по осуществлению как тонких, так быстрых и последовательных движений. Он постоянно координирует сигналы, идущие к мышцам от двигательных зон коры, на основании информации, получаемой мозгом от органов зрения, слуха и проприорецепторов. Кора большого мозга управляет функциями мозжечка.

Продолговатый мозг является непосредственным продолжением спинного мозга. Он построен из белого и серого вещества. В последнем расположены многочисленные ядра, в том числе IX – XII пар черепных нервов, олив, центры дыхания и кровообращения, ретикулярная формация. Белое вещество образовано нервными волокнами, которые составляют все чувствительные и двигательные проводящие пути. Большая часть их перекрещивается в продолговатом мозге, так что левое полушарие связано с правой половиной тела, и наоборот. *Центры продолговатого мозга регулируют кровяное давление, сердечный ритм и спонтанные дыхательные движения.*

На медиальной и нижней поверхностях полушарий выделяют ряд образований, относящихся к **лимбической системе**, которая располагается по краям полушарий. К ним относят в основном структуры обонятельного мозга – наиболее древней части полушарий. В описаниях морфологов так называемую лимбическую систему представляют в виде «анатомического

эмоционального кольца», в состав которого входят различные образования мозга (рис. 223). Это *корковые структуры*: гиппокамп, парагиппокампова извилина, поясная извилина, структуры обонятельного мозга (обонятельные луковицы, обонятельные бугорки), области коры

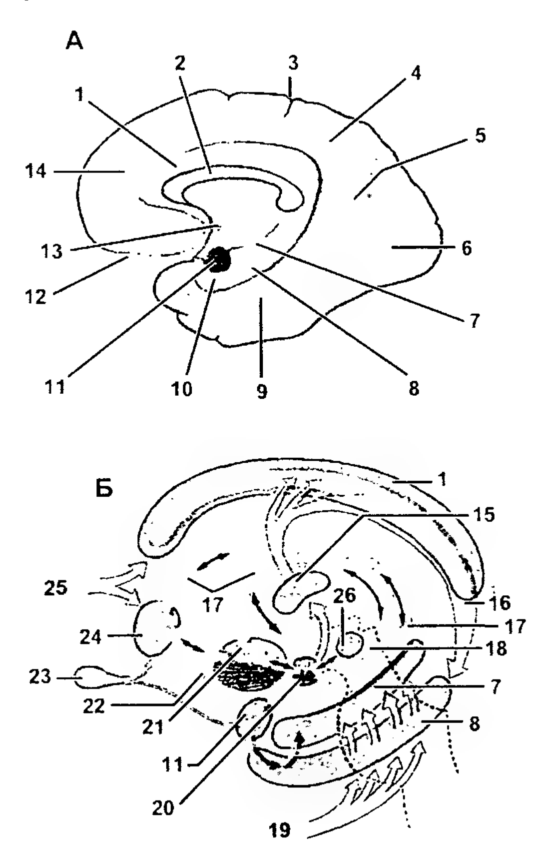


Рис. 223. *Схема строения, расположения (А) и связей (Б) лимбической системы:*

1 – поясная извилина; 2 – мозолистое тело; 4 – теменная доля; 5 – шпорная борозда; 6 – затылочная зона; 7 – гиппокамп; 8 – парагиппокампова извилина; 9 – височная доля; 10 – крючок; 11 – миндалина; 12 – обонятельная луковица; 13 – передняя спайка; 14 – лобная доля; 15 – передний таламус; 16 – пояс; 17 – свод; 18 – терминальная полоска; 19 – височная кора; 20 – мамиллярное тело; 21 – гипоталамус; 22 – медиальный пучок переднего мозга; 23 – обонятельная луковица; 24 – перегородка; 25 – лобная кора; 26 – ЛСМ (по В. Янигу)

над миндалиной, а также частично кора лобной, островковой и височной долей; *подкорковые структуры* (миндалина, ядра перегородки, передние ядра таламуса), гипоталамус, сосцевидные тела. Все лимбические структуры связаны между собой и с другими отделами мозга. Особенно богаты связи с гипоталамусом. *Кора лобных долей регулирует деятельность лимбической системы*. Через лимбическую систему проходят сигналы, направляющиеся от всех органов чувств в кору полушарий, а также в обратном направлении. Она обусловливает эмоциональный настрой человека и мотивации, т. е. побуждение к действию, поведение, процессы научения и памяти, а также обеспечивает общее улучшение приспособления организма к постоянно изменяющимся условиям внешней среды (Р. Шмидт, Г. Тевс, 1985).

Ретикулярная формация (*лат.* rete – сеть) представляет собой совокупность клеток, клеточных скоплений и нервных волокон, расположенных на всем протяжении ствола мозга (продолговатый мозг, мост, средний и промежуточный мозг) и в центральных отделах спинного мозга. Ретикулярная формация получает информацию от всех органов чувств, внутренних и других органов, оценивает ее, фильтрует и передает в лимбическую систему и кору большого мозга. Она регулирует уровень возбудимости и тонуса различных отделов центральной нервной системы, включая кору большого мозга, играет важную роль в сознании, мышлении, памяти, восприятии, эмоциях, сне, бодрствовании, вегетативных функциях, целенаправленных движениях, а также в механизмах формирования целостных реакций организма. Ретикулярная формация прежде всего выполняет функцию фильтра, который позволяет важным для организма сенсорным сигналам активировать кору мозга, но не пропускает привычные для него или повторяющиеся сигналы.

КРАТКИЙ ОЧЕРК РАЗВИТИЯ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ В ФИЛО- И ОНТОГЕНЕЗЕ

Одноклеточные организмы реагируют на воздействия внешней среды благодаря чувствительности плазматической мембраны. Многоклеточные животные имеют специальные клетки эктодермального происхождения, которые воспринимают раздражения, трансформируют их в нервные импульсы и проводят к клеткам, отвечающим на внешнее воздействие.

Наиболее простая (диффузная) нервная система кишечнополостных образована клетками, воспринимающими раздражения (рецепторами), и эффекторными клетками, между которыми могут быть вставочные нейроны. Следующая стадия (узловая) эволюции нервной системы (например, у кольчатых червей) образована соединенными между собой нервными узлами, от которых отходят нервы, иннервирующие определенный сегмент тела этого животного.

Наконец, трубчатая нервная система хордовых животных имеет сегментарное строение, причем в ней происходит дифференцировка на двигательные (в вентральной части трубки) и чувствительные (в дорсальной части) нейроны. Последние получают импульсы от нейронов спинномозговых (черепных) нервных узлов. Уже у круглоротых передний конец нервной трубки утолщается, а его полость увеличивается. У черепных животных головной конец трубки на ранних стадиях эмбрионального развития состоит из трех расширений – пузырей: переднего, среднего и заднего (ромбовидного). В последнем в процессе эволюции формируются центры, регулирующие основные жизненные процессы. У низких рыб ромбовидный мозг преобладает над другими отделами в связи с возникновением у них статических и акустических органов. В связи с развитием зрения совершенствуется средний мозг.

Выход животных на сушу приводит к развитию в стенках переднего мозгового пузыря обонятельного

органа. В процессе роста и развития головного мозга передний и задний мозговые пузыри делятся на два пузыря каждый. В результате из образовавшихся пяти мозговых пузырей формируются пять отделов головного мозга: конечный, промежуточный, средний, задний и продолговатый, расширяются полости головного мозга, которые в дальнейшем превращаются в желудочки мозга. По мере усложнения организации животных развиваются новые центры, которые занимают главенствующее положение, подчиняя себе более древние. Зачаток полушарий большого мозга появляется у амфибий, у которых, наряду с рептилиями, они в основном представлены обонятельным мозгом.

В процессе эволюционного развития роль головного мозга прогрессивно возрастает, заметно увеличиваются его размеры, особенно размеры полушарий большого мозга, их поверхностный слой – кора. По данным И. Н. Филимонова (1949), площадь поверхности новой коры у ежа составляет только 82 мм^2, у кролика – 471, у собаки – уже 5480, у макака – 6456, у шимпанзе – 2730, т. е. в 3,5 раза больше, чем у макака, у человека – 80 202 мм^2, т. е. в 3,5 раза больше, чем у шимпанзе, и в 12,5 раза больше, чем у макака.

У млекопитающих прогрессирует процесс **кортиколизации функций** – усиливается роль коры большого мозга. У млекопитающих развивается поверхностный слой полушарий большого мозга – *плащ*. Новая кора достигает большого развития, а древняя и старая смещаются в глубину полушарий и на их нижнюю поверхность, образуя гиппокамп с прилежащими зонами. Развитие коры большого мозга, естественно, приводит к увеличению числа ее связей с другими отделами, а следовательно, увеличению количества проводящих путей. И наконец, у человека кора большого мозга достигла наибольшего развития, причем количественные изменения перешли в качественные, появились вторая сигнальная система, мышление.

На ранних этапах развития человеческого зародыша из клеток эктодермы возникает *нервная пластинка*, образованная однослойным однорядным призматическим

эпителием (нейроэпителием), под которым располагается хорда, индуцирующая возникновение нервной пластинки (рис. 224).

Нервная пластинка быстро растет, утолщается, становится многослойной, углубляется, образуя желобок, края которого приподнимаются и превращаются в *нервные валики*. Под валиками формируются *нервные гребни* – выросты в виде тяжей клеток, которые после замыкания желобка в нервную трубку превращаются в *ганглиозные пластинки*, располагающиеся сбоку от нервной трубки и отделяющиеся от нее.

Нервная трубка также отделяется от эктодермы. После образования трубки клетки нейроэпителия дифференцируются в субвентрикулярные нервные клетки –

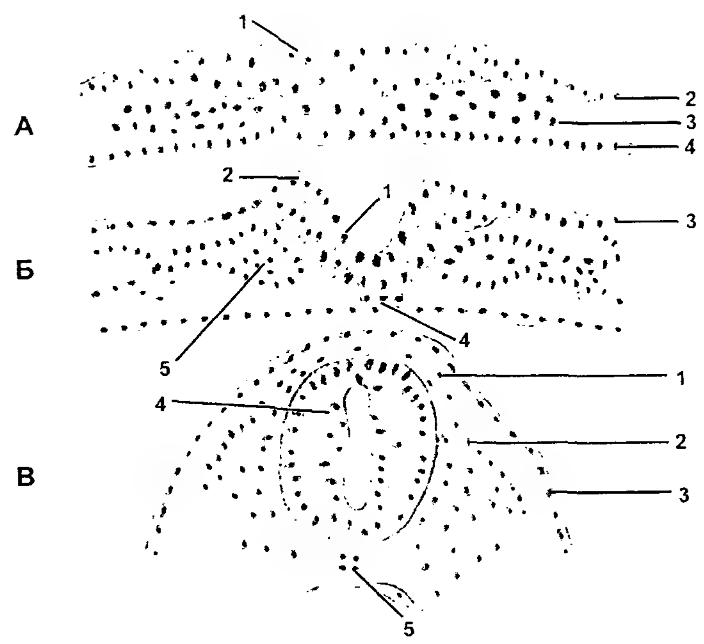


Рис. 224. *Ранние стадии развития нервной системы человека. Формирование нервной трубки:*

А – нервная пластинка: 1 – нервная пластинка; 2 – эктодерма; 3 – мезодерма; 4 – энтодерма; Б – нервный желобок: 1 – нервный желобок; 2 – нервный валик; 3 – эктодерма; 4 – хорда; 5 – мезодерма; В – нервная трубка: 1 – нервные гребни; 2 – мезодерма; 3 – эктодерма; 4 – нервная трубка; 5 – хорда

нейробласты, число которых быстро увеличивается благодаря активной пролиферации. Из этих клеток образуется *мантийный слой*. Из этих же клеток возникают и первичные опорные клетки – *глиобласты*, которые мигрируют в мантийный слой. Впоследствии **из мантийного слоя образуется серое вещество** мозга. Митотическое деление нейробластов заканчивается до формирования отростков. Вначале начинается рост аксона, позднее – дендритов. Отростки нейробластов образуют на периферии нервной трубки краевой (маргинальный) слой, из которого образуется белое вещество. *Вентрикулярные клетки, расположенные* на внутренней поверхности нервной трубки, дифференцируются в *танициты* и *эпителиоидные эпендимоциты*. На стадии нервной трубки ганглиозные пластинки фрагментируются, образуя округлые структуры, из которых формируются спинномозговые узлы.

Итак, три слоя стенки нервной трубки дают начало эпендиме, выстилающей полости центральной нервной системы (внутренний), серому веществу (средний, плащевой) и белому веществу (наружный) (табл. 38).

Боковые отделы трубки растут более интенсивно, из их вентральных отделов возникают передние столбы серого вещества (тела клеток и волокна) и прилежащее белое вещество (только нервные волокна). Из дорсальных отделов нервной трубки образуются задние *столбы* серого вещества и белое вещество спинного мозга.

Головной отдел нервной трубки растет неравномерно. В некоторых участках она толще, благодаря усиленному продольному росту она изгибается. Уже на 4-й неделе эмбрионального развития различают три первичных мозговых пузыря: передний, средний и задний. К концу 4-й недели передний мозговой пузырь начинает делиться на два: *конечный мозг*, из которого впоследствии развивается вся кора полушарий большого мозга, и *промежуточный*, из которого развиваются таламус и гипоталамус. Просвет трубки переднего мозга образует боковые и III желудочки. Задний (ромбовидный пузырь) в течение 5-й недели также делится на два пузыря, из которых образуются *мозжечок*, *продолговатый мозг*

Таблица 38

Преобразование слоев нервной трубки и ганглиозной пластинки в эмбриогенезе человека

Слои нервной трубки и нервная пластинка	Промежуточные (эмбриональные) нервные структуры		Дефинитивные клетки
Нервная трубка			
Мантийный слой	Нейробласты (молодые нейроны)		Нейроны
	Глиобласты	Астробласты	Протоплазматические астроциты
			Волокнистые астроциты
		Олигодендроглиобласты	Олигодендроглиоциты
Внутренний слой	Эпендимобласты		Эпендимоциты
			Клетки, покрывающие сосудистые сплетения
			Питуициты (задней доли гипофиза)
			Пинеалоциты (эпифиза)
Ганлиозная пластинка			
Клетки ганглиозной пластинки	Нейробласты		Нейроны спинномозговых узлов
	Глиобласты		Глиоциты спинномозговых узлов
		Симпатобласты	Нейроны симпатических узлов
		Медуллобласты	Хромаффиноциты (мозгового слоя надпочечников и параганглиев)
	Меланобласты		Меланоциты
	Глиобласты		Микроглия
	Предшественники кальцитониноцитов		Кальцитониноцит (щитовидной железы)
			Возможно, клетки APUD-системы
			Клетки каротидных телец
			Пиальные фибробласты

и *мост*. Из среднего пузыря, сохраняющего трубчатую форму, образуется *средний мозг*, просвет трубки – мозговой (сильвиев) водопровод. В результате будущий головной мозг состоит из пяти пузырей (рис. 225).

В области среднего мозгового пузыря формируются ножки мозга и пластинка крыши среднего мозга. Растут боковые стенки промежуточного мозга, образуя таламусы, выросты боковых стенок дают начало глазным пузырькам. Нижняя стенка промежуточного мозга выпячивается, образуя серый бугор, воронку, подбугорье (гипоталамус) и заднюю долю гипофиза. Происхождение различных отделов мозга представлено в табл. 39.

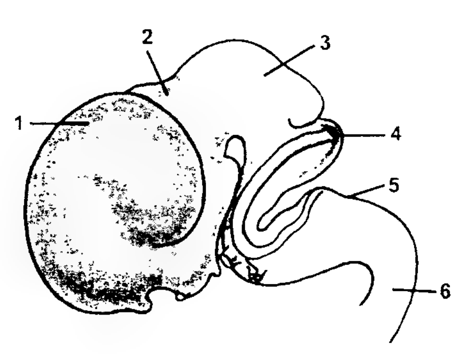


Рис. 225. *Головной мозг эмбриона человека (8-я неделя развития):*
1 – конечный мозг; 2 – промежуточный мозг; 3 – средний мозг; 4 – задний мозг; 5 – продолговатый мозг; 6 – спинной мозг

Важные преобразования происходят в конечном мозге. На I стадии формируются обонятельные структуры и лимбическая система **(палеокортекс)**, расположенная вокруг краев развивающегося конечного мозга; на II стадии стенки переднего мозга утолщаются благодаря интенсивной пролиферации нейробластов, возникают зачатки базальных ганглиев; наконец, на III стадии формируется кора полушарий большого мозга **(неокортекс)**. В связи с активным митотическим делением нейробластов неокортекса, когда скорость образования клеток достигает 250 000 в 1 мин, начинается формирование мозговых борозд и извилин полушарий большого мозга.

Масса головного мозга новорожденного ребенка относительно велика, она составляет в среднем 390 г (340 – 430) у мальчиков и 355 г (330 – 370) у девочек (12 – 13 % массы тела, у взрослого человека – около 2,5%). Отношение массы мозга новорожденного к массе

Таблица 39

Происхождение различных отделов и частей головного мозга

Мозговой пузырь	Отделы головного мозга	Дефинитивные части головного мозга
Передний	Конечный мозг	Полушария большого мозга Боковые желудочки Базальные ядра
	Промежуточный мозг	Ростральная часть гипоталамуса Ростральная часть III желудочка Таламус Метаталамус Эпиталамус Субталамус Каудальная часть гипоталамуса Каудальная часть III желудочка
Средний		Ножки мозга Крыша среднего мозга Водопровод (сильвиев)
Задний (ромбовидный)	Задний мозг	Мост Мозжечок Средняя часть IV желудочка Средние мозжечковые ножки
	Продолговатый мозг	Продолговатый мозг Каудальная часть IV желудочка Средние мозжечковые ножки
	Перешеек ромбовидного мозга	Передний мозговой парус Верхние мозжечковые ножки Ростральная часть IV желудочка

его тела в пять раз больше, чем у взрослого, соответственно 1 : 8 и 1 : 40. В течение первого года жизни масса мозга удваивается, а к 3 – 4 годам утраивается, затем она медленно увеличивается и к 20 – 29 годам достигает максимальных цифр (1355 г у мужчин и 1220 г у женщин). К 20 – 25 годам и в последующем, вплоть до 60 лет у мужчин и 55 лет у женщин, масса мозга существенно не изменяется, после 55 – 60 лет она несколько уменьшается. До 4 лет жизни головной мозг ребенка растет равномерно в высоту, длину и ширину, в дальнейшем преобладает рост мозга в высоту. Наиболее быстро растут лобная и теменная доли.

У новорожденного ребенка лучше развиты филогенетически более старые отделы мозга. Масса ствола мозга равна 10 – 10,5 г (около 2,7% массы тела, у взрослого человека – около 2%). К моменту рождения ребенка продолговатый мозг, мост и их ядра развиты хорошо, масса первого составляет около 4 – 5 г, второго – 3,5 – 4 г. Хуже развит мозжечок, особенно его полушария, лучше – червь, слабо выражены извилины и борозды полушарий мозжечка. Масса мозжечка новорожденного ребенка не превышает 20 г (5,4% массы тела, у взрослого – 10%). В течение первых 5 месяцев жизни масса мозжечка увеличивается в три раза, в 9 месяцев, когда ребенок умеет стоять и начинает ходить, – в четыре раза. Наиболее интенсивно развиваются полушария мозжечка.

Промежуточный мозг у новорожденного развит также относительно хорошо. Формирование борозд и извилин начинается у плода начиная с 5-го месяца развития. У 7-месячного плода уже заметны борозды и извилины, к моменту рождения они развиты полностью (Ф. И. Валькер, 1951), однако ветви основных борозд и мелкие извилины выражены слабо. Формирование рельефа полушарий продолжается в течение первых 6 – 7 лет жизни, борозды становятся глубже, извилины между ними – рельефнее (В. В. Бунак, 1936). У новорожденного ребенка наиболее развиты височные доли и обонятельный мозг, слабее – лобные. У новорожденного ребенка кора полушарий большого мозга не полностью дифференцирована. Желудочки мозга новорожденного ребенка относительно крупнее, чем у взрослого человека.

Твердая оболочка головного мозга новорожденного ребенка тонкая, плотно сращена с костями черепа, ее отростки развиты слабо. Синусы тонкостенные, относительно широкие. После 10 лет строение и топография синусов такие же, как у взрослого. Паутинная и мягкая оболочки головного и спинного мозга у новорожденного тонкие, нежные. Подпаутинное пространство относительно широкое.

ПЕРИФЕРИЧЕСКАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Периферическая нервная система образована узлами (спинно-мозговыми, черепными и вегетативными), нервами (31 пара спинно-мозговых и 12 пар черепных) и нервными окончаниями. Последние представлены рецепторами, воспринимающими раздражения внешней и внутренней среды, а также эффекторами, передающими нервные импульсы исполнительным органам. Каждый нерв состоит из миелинизированных и немиелинизированных нервных волокон. Снаружи нерв окружен соединительнотканной оболочкой – эпиневрием, в который входят питающие его сосуды. Нерв состоит из пучков, которые, в свою очередь, покрыты периневрием, а отдельные волокна – эндоневрием (рис. 226).

В зависимости от выполняемой функции различают нервы чувствительные, двигательные и преимущественно смешанные. В периферической нервной системе человека преобладают смешанные нервы, содержащие те и другие, а также симпатические волокна. *Чувствительные нервы* сформированы отростками (дендритами) нервных клеток чувствительных узлов черепных нервов или спинно-мозговых узлов. *Двигательные нервы* состоят из отростков (аксонов) нервных клеток, лежащих в двигательных ядрах черепных нервов или в ядрах передних столбов спинного мозга. *Вегетативные нервы* образованы отростками клеток вегетативных ядер черепных нервов или боковых столбов спинного мозга.

Черепные нервы. От ствола головного мозга отходят 12 пар черепных нервов (рис. 227). В их состав входят афферентные, т. е. «приходящие», эфферентные, т. е. «уходящие», а также вегетативные волокна. Черепные нервы имеют собственные названия и порядковые номера, обозначаемые римскими цифрами. Чувствительные нервы: обонятельный, зрительный, преддверно-улитковый. *Обонятельные нервы* (I) состоят

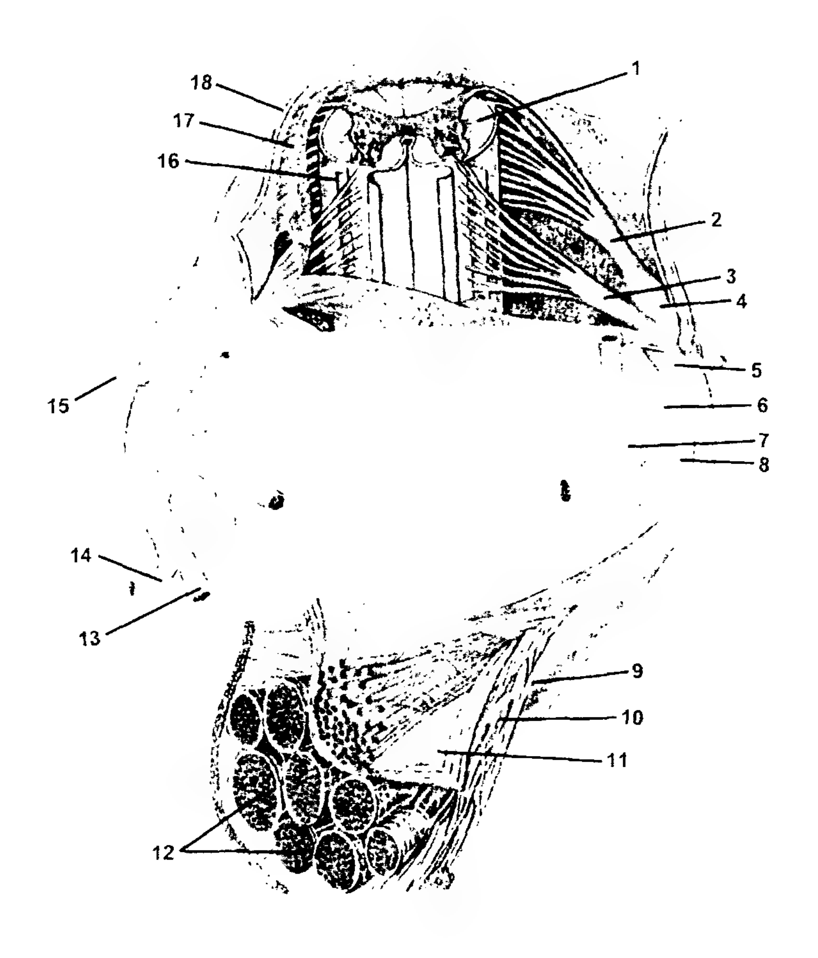


Рис. 226. *Строение спинно-мозгового нерва:*
1 – спинной мозг; 2 – задний корешок спинно-мозгового нерва; 3 – передний корешок спинно-мозгового нерва; 4 – спинно-мозговой узел; 5 – спинно-мозговой нерв; 6 – белая соединительная ветвь; 7 – узел симпатического ствола; 8 – серая соединительная ветвь; 9 – эпиневрий; 10 – периневрий (волокнистая часть) ; 11 – эпителиальная часть периневрия; 12 – пучки нервных волокон; 13 – передняя ветвь спинно-мозгового нерва; 14 – задняя ветвь спинно-мозгового нерва; 15 – менингеальная ветвь спинно-мозгового нерва; 16 – мягкая оболочка спинного мозга; 17 – паутинная оболочка спинного мозга; 18 – твердая оболочка спинного мозга (по Р. Крстичу, с изменениями)

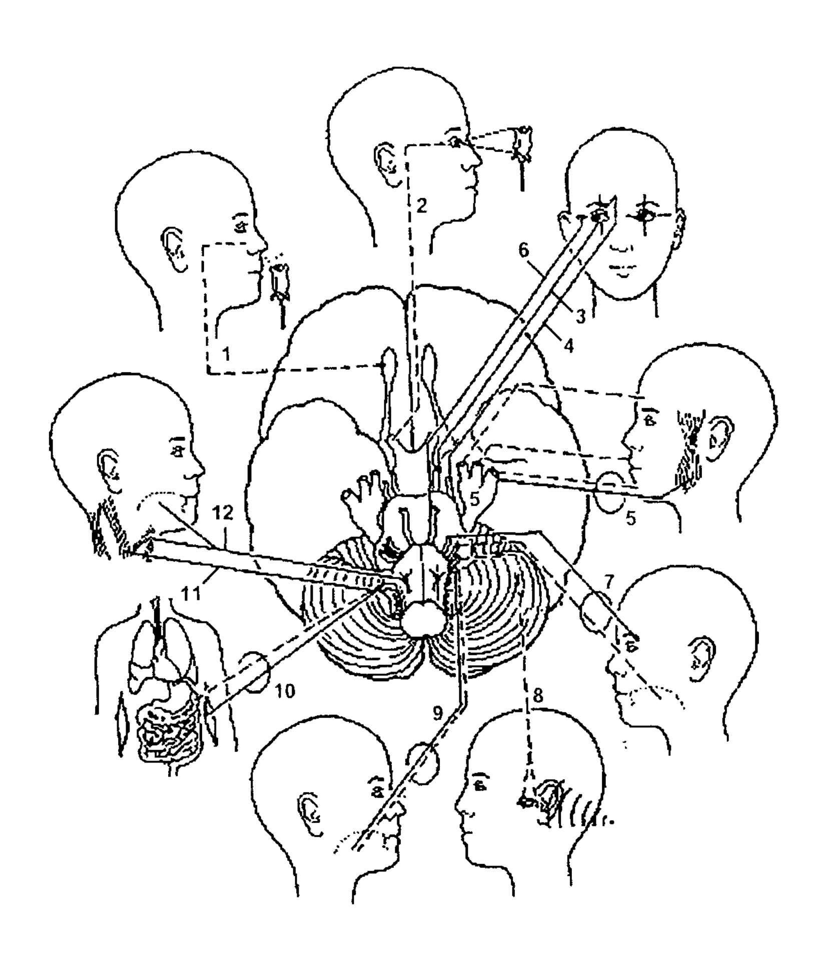


Рис. 227. *Расположение и функции 12 пар черепно-мозговых нервов:*

1 – обонятельный;
2 – зрительный;
3 – глазодвигательный;
4 – блоковый;
5 – тройничный;
6 – отводящий;
7 – лицевой;
8 – слуховой: улитковая ветвь, вестибулярная ветвь;
9 – языкоглоточный;
10 – блуждающий;
11 – добавочный;
12 – подъязычный (по Ж. Годфруа)

- - - чувствительные волокна
—— двигательные волокна

из отростков рецепторных клеток, располагающихся в слизистой оболочке обонятельной области полости носа, а *зрительные* (II) – из отростков ганглиозных клеток сетчатой оболочки глаза. В отличие от обонятельных нервов, которые образуют 15 – 20 нитей (нервов), зрительный нерв представлен единым стволом. Войдя в полость черепа, правый и левый зрительные нервы перекрещиваются и продолжаются в зрительные тракты. *Преддверно-улитковый нерв* (VIII) образован центральными отростками нейронов, залегающими в преддверном и улитковом узлах. Периферические отростки клеток последних формируют нервы, заканчивающиеся соответственно в вестибулярной части перепончатого лабиринта внутреннего уха (орган равновесия) и в спиральном органе улиткового протока (орган слуха).

Двигательные нервы: глазодвигательный, блоковый, отводящий (VI), добавочный (XI), подъязычный (XII). *Глазодвигательный* (III), *блоковый* (IV) *и отводящий* (VI) *нервы* иннервируют мышцы глазного яблока и мышцу, поднимающую верхнее веко. В составе *глазодвигательного нерва* проходят также парасимпатические волокна, которые иннервируют мышцы глазного яблока, суживающие зрачок, и ресничную. *Добавочный нерв* (XI) делится на две ветви. Одна из них присоединяется к блуждающему нерву, а наружная направляется к грудино-ключично-сосцевидной и трапециевидной мышцам. *Подъязычный нерв* (XII) иннервирует мышцы языка.

Смешанные нервы: тройничный, лицевой, языкоглоточный, блуждающий. *Тройничный нерв* (V) осуществляет чувствительную иннервацию твердой мозговой оболочки, кожи головы и слизистых оболочек глаза, полости носа и рта, придаточных пазух носа, передних 2/3 языка, слюнных желез, двигательную иннервацию жевательных мышц и некоторых мышц шеи.

В состав *лицевого нерва* (VII) входят двигательные ветви (собственно лицевой нерв), иннервирующие мимические мышцы и смешанный (промежуточный)

нерв. Последний образован чувствительными (вкусовыми) и парасимпатическими волокнами: первые распространяются в передних 2/3 языка, а парасимпатические предназначены для слезной железы, а также желез слизистой оболочки полости носа, подчелюстной и подъязычной слюнных желез.

В составе *языкоглоточного нерва* (IX) проходят двигательные, чувствительные и парасимпатические волокна. Нерв осуществляет чувствительную иннервацию слизистой оболочки задней трети языка, глотки, среднего уха, а также иннервирует мышцы глотки и околоушную слюнную железу.

Блуждающий нерв (X) осуществляет парасимпатическую иннервацию органов шеи, грудной и брюшной полостей (до сигмовидной ободочной кишки), а также содержит чувствительные и двигательные волокна, которые иннервируют часть твердой оболочки головного мозга, кожу наружного слухового прохода и ушной раковины, слизистую оболочку и мышцы-сжиматели глотки, мышцы мягкого нёба, слизистую оболочку и мышцы гортани, трахею, бронхи, пищевод, сердце. В брюшной полости от ствола нерва отходят желудочные, печеночные и чревные ветви.

Спинно-мозговые нервы. Спинно-мозговые нервы (31 пара) формируются из двух корешков, отходящих от спинного мозга – переднего (эфферентного) и заднего (афферентного), которые, соединяясь между собой в межпозвоночном отверстии, образуют ствол спинно-мозгового нерва (см. рис. 153). Это 8 шейных, 12 грудных, 5 поясничных, 5 крестцовых и 1 копчиковый нерв. Спинно-мозговые нервы соответствуют сегментам спинного мозга. К заднему корешку прилежит чувствительный спинно-мозговой узел, образованный телами крупных афферентных Т-образных нейронов. Длинный отросток (дендрит) направляется на периферию, где заканчивается рецептором, а короткий аксон в составе заднего корешка входит в задние рога спинного мозга. Волокна обоих корешков (переднего и заднего) образуют

смешанные спинно-мозговые нервы, содержащие чувствительные, двигательные и вегетативные (симпатические) волокна. Последние имеются не во всех боковых рогах спинного мозга, а только в VIII шейном, всех грудных и I – II поясничных нервах. В грудном отделе нервы сохраняют сегментарное строение (межреберные нервы), а в остальных соединяются друг с другом петлями, образуя сплетения: шейное, плечевое, поясничное, крестцовое и копчиковое, от которых отходят периферические нервы, иннервирующие кожу и скелетные мышцы (рис. 228).

От *шейного сплетения* отходят чувствительные (кожные) нервы, иннервирующие кожу затылочной области, ушной раковины, наружного слухового прохода, шеи; двигательные (мышечные) ветви к близлежащим мышцам шеи и смешанный диафрагмальный нерв, иннервирующий диафрагму.

Нервы *плечевого сплетения* иннервируют часть мышц шеи, мышцы плечевого пояса, плечевой сустав, кожу и мышцы верхней конечности. 12 пар передних ветвей *грудных нервов* – это смешанные межреберные нервы, иннервирующие все вентральные мышцы стенок грудной и брюшной полостей, кожу передней и боковой поверхности груди и живота, молочную железу и осуществляющие чувствительную иннервацию кожи туловища.

Нервы, выходящие из *поясничного сплетения*, иннервируют кожу нижнего отдела передней брюшной стенки и частично бедра, голени и стопы, наружных половых органов. Мышечные нервы иннервируют мышцы стенок живота, передней и медиальной групп мышц бедра. *Крестцовое сплетение* иннервирует мышцы и частично кожу ягодичной области и промежности, кожу наружных половых органов, кожу и мышцы задней поверхности бедра, кости, суставы, мышцы и кожу голени и стопы. Ветви *копчикового сплетения* иннервируют кожу в области копчика и в окружности заднего прохода.

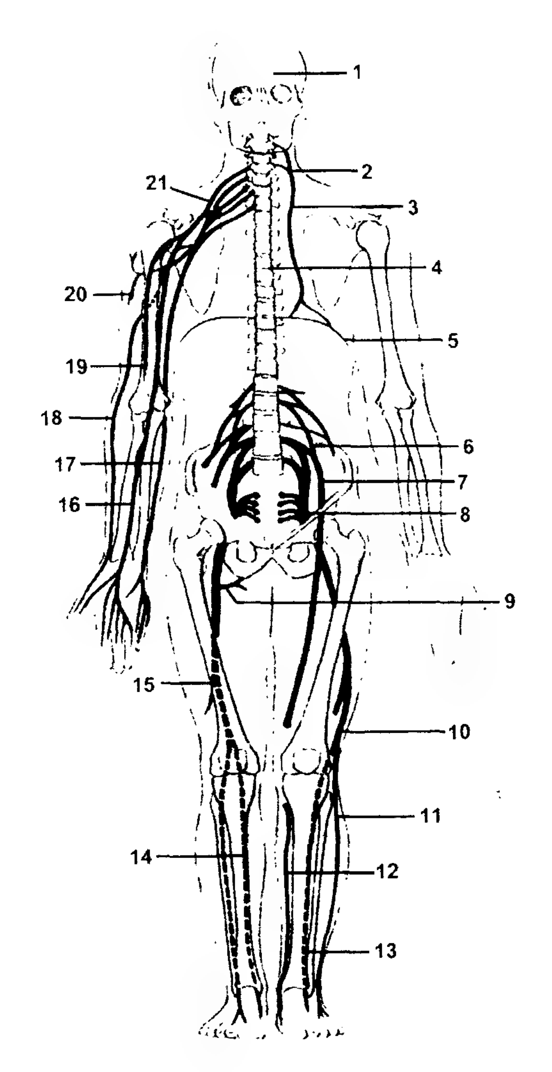


Рис. 228. *Спинно-мозговые нервы:*
1 – головной мозг в полости черепа; 2 – шейное сплетение (C_{I-IV}); 3 – диафрагмальный нерв; 4 – спинной мозг в позвоночном канале; 5 – диафрагма; 6 – поясничное сплетение (L_{I-IV}); 7 – бедренный нерв; 8 – крестцовое сплетение ($L_{IV,V}$–S_{I-IV}); 9 – мышечные ветви седалищного нерва; 10 – общий малоберцовый нерв; 11 – поверхностный малоберцовый нерв; 12 – подкожный нерв; 13 – глубокий малоберцовый нерв; 14 – большеберцовый нерв; 15 – седалищный нерв; 16 – срединный нерв; 17 – локтевой нерв; 18 – лучевой нерв; 19 – мышечно-кожный нерв; 20 – подмышечный нерв; 21 – плечевое сплетение (C_{V-VIII}–Th_I)

ВЕГЕТАТИВНАЯ (АВТОНОМНАЯ) НЕРВНАЯ СИСТЕМА (ВНС)

Вегетативная (*лат.* vegeto – возбуждаю, оживляю) нервная система поддерживает постоянство внутренней среды организма, координирует и регулирует деятельность внутренних органов, обмен веществ, функциональную активность тканей. Пожалуй, наиболее важна универсальность вегетативной нервной системы, которая иннервирует весь (без исключения) организм, все органы, ткани. Вегетативная нервная система не находится под непосредственным контролем сознания, однако ее функция регулируется высшими отделами мозга. ВНС действует совместно с соматической нервной системой.

Вегетативная нервная система подразделяется на две части: *симпатическую* (*греч.* sympathes – чувствительный, восприимчивый к влиянию) и *парасимпатическую* (*греч.* para – возле, при). Каждая из них имеет центральную и периферическую части. *Центры вегетативной нервной системы* расположены в четырех отделах головного и спинного мозга, три из них – парасимпатические – в стволе головного мозга (рис. 229) и один – в крестцовом отделе спинного мозга. Единственный центр симпатической части расположен в правом и левом боковых столбах (боковых рогах) VIII шейного, всех грудных и I – II поясничных сегментов спинного мозга.

Периферическая часть вегетативной нервной системы образована выходящими из головного и спинного мозга вегетативными нервами, ветвями и нервными волокнами, вегетативными сплетениями и их узлами (ганглиями), лежащими кпереди от позвоночника (предпозвоночные – превертебральные) и рядом с позвоночником (околопозвоночные – паравертебральные), а также расположенными вблизи крупных сосудов возле органов и в их толще.

Рефлекторная дуга вегетативной нервной системы может быть представлена следующим образом (см. рис. 216). От рецепторов передается возбуждение по волокнам афферентных нейронов, расположенных

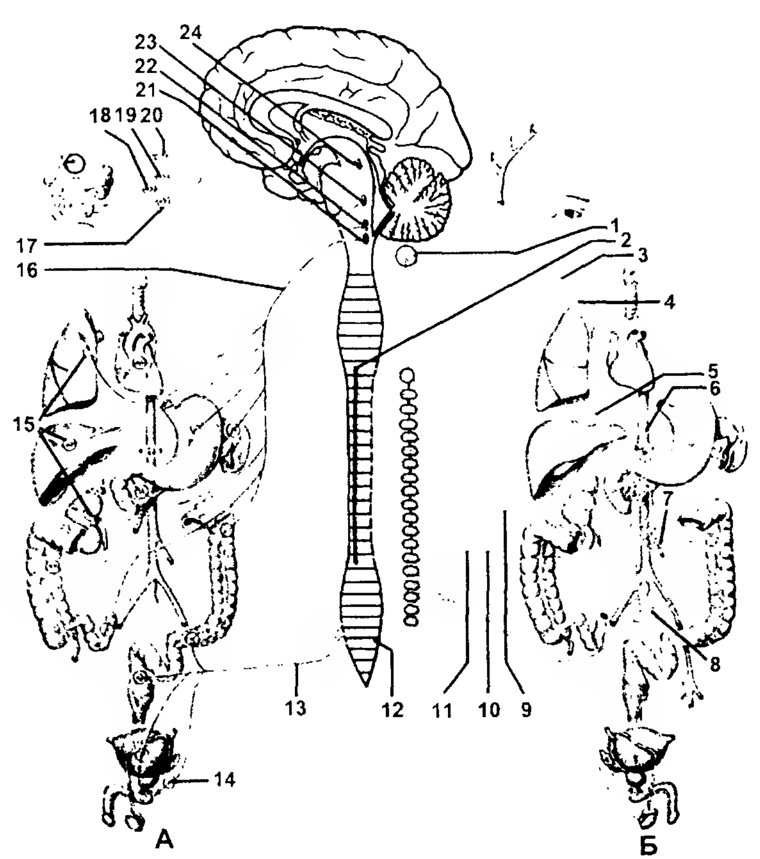


Рис. 229. *Вегетативная (автономная) нервная система (А – парасимпатическая часть, Б – симпатическая часть):*

1 – верхний шейный узел симпатического ствола; 2 – боковой рог (столб) спинного мозга; 3 – верхний шейный сердечный нерв; 4 – грудные сердечные и легочные нервы; 5 – большой внутренностный нерв; 6 – чревное сплетение; 7 – нижнее брыжеечное сплетение; 8 – верхнее и нижнее подчревные сплетения; 9 – малый внутренний нерв; 10 – поясничные внутренностные нервы; 11 – крестцовые внутренностные нервы; 12 – крестцовые парасимпатические ядра; 13 – тазовые внутренностные нервы; 14 – тазовые (парасимпатические) узлы; 15 – парасимпатические узлы (в составе органных сплетений), 16 – блуждающий нерв; 17 – ушной (парасимпатический) узел; 18 – подчелюстной (парасимпатический) узел; 19 – крыловидно-нёбный (парасимпатический) узел; 20 – ресничный (парасимпатический) узел; 21 – дорсальное ядро блуждающего нерва; 22 – нижнее слюноотделительное ядро; 23 – верхнее слюноотделительное ядро; 24 – добавочное ядро глазодвигательного нерва (стрелками показаны пути нервных импульсов к органам)

в спинно-мозговых узлах либо в узлах черепных нервов или в узлах вегетативных сплетений. Аксоны этих нейронов в составе задних корешков вступают в спинной мозг (направляясь в боковые рога) или в составе черепных нервов – в вегетативные ядра мезенцефалического или бульбарного отдела головного мозга. В боковых рогах, а также в указанных ядрах ствола головного мозга залегают ассоциативные мультиполярные нейроны. Их аксоны выходят из мозга в составе передних корешков спинно-мозговых или черепных нервов. Это *преганглионарные (предузловые) волокна*, которые обычно миелинизированы. Они следуют к узлам внеорганных или внутриорганных вегетативных сплетений, где образуют синапсы с их клетками. В узлах лежат мультиполярные (вторые) нейроны эфферентного вегетативного пути. Их аксоны, выйдя из ганглиев, образуют *постганглионарные волокна* (чаще всего немиелинизированные), которые направляются к органам и тканям. Вегетативные волокна идут в составе соматических нервов или самостоятельно в виде вегетативных нервов в оболочках стенок кровеносных сосудов. Одной из особенностей вегетативной нервной системы является образование сплетений, к которым подходят симпатические или парасимпатические преганглионарные волокна.

Околопозвоночные узлы *симпатической части вегетативной нервной системы*, соединяясь между собой с каждой стороны позвоночника межузловыми ветвями, образуют *правый и левый симпатические стволы*, расположенные по бокам от позвоночника. В каждом стволе различают 3 шейных, 10 – 12 грудных, 4 поясничных и 4 крестцовых узла. На передней поверхности крестца оба ствола сходятся, образуя непарный узел. Аксоны нейронов боковых рогов спинного мозга вначале идут в составе передних корешков спинно-мозговых нервов, затем в составе этих нервов и отходящих от них белых соединительных ветвей вступают в симпатический ствол (преганглионарные волокна). Часть этих волокон заканчивается синапсами

на клетках узлов симпатического ствола. Аксоны этих клеток в виде постганглионарных волокон выходят из симпатического ствола (паравертебральных узлов) в составе серых соединительных ветвей (немиелинизированных), присоединяются к спинно-мозговым нервам и иннервируют все органы и ткани, где эти нервы разветвляются, в том числе кровеносные сосуды, волосяные луковицы и потовые железы кожи. Другая часть преганглионарных волокон (отростки клеток первого нейрона эфферентного пути) не прерывается в узлах симпатического ствола, а проходит через них транзитом и в составе ветвей симпатического ствола (внутренностных нервов) входит в узлы симпатических сплетений брюшной полости и таза (чревное, аортальное, брыжеечные, верхнее и нижнее подчревные). В узлах (превертебральных) этих сплетений преганглионарные волокна заканчиваются синапсами на нейронах узлов. Нервные клетки, расположенные в превертебральных узлах сплетений, являются вторыми нейронами эфферентного пути симпатической иннервации внутренних органов брюшной полости, таза, кровеносных и лимфатических сосудов.

Аксоны эфферентных нейронов, расположенных в узлах симпатических сплетений брюшной полости и таза, идут по двум направлениям: в составе вегетативных нервов, содержащих постганглионарные волокна, к внутренним органам в виде постганглионарных волокон, расположенных в оболочках кровеносных сосудов, а также к внутренним органам и другим органам, где эти сосуды разветвляются.

Преганглионарные волокна *парасимпатической части* обычно более длинные, чем преганглионарные симпатические, они идут в составе III, VII, IX и X пар черепных и II – IV крестцовых нервов. Аксоны парасимпатических нейронов доходят до околоорганных вегетативных узлов или органных узлов вегетативных сплетений (сердечного, легочного, пищеводного, желудочных, кишечного и др.), в которых залегают тела

клеток вторых эфферентных парасимпатических нейронов, чьи аксоны идут к рабочим органам. *Парасимпатическая часть глазодвигательного нерва* иннервирует ресничную мышцу и мышцу-сфинктер зрачка. *Парасимпатическая часть лицевого нерва* иннервирует слезную железу, а также железы слизистой оболочки полости носа, нёба, поднижнечелюстную и подъязычную слюнные железы. *Парасимпатическая часть языкоглоточного нерва* иннервирует околоушную слюнную железу. *Парасимпатическая часть блуждающего нерва* осуществляет парасимпатическую иннервацию гладкой мускулатуры и желез органов шеи, груди и живота. *Крестцовый отдел парасимпатической части* вегетативной нервной системы осуществляет парасимпатическую иннервацию гладких мышц и желез органов таза.

Большинство внутренних органов иннервируется обеими частями вегетативной нервной системы, которые оказывают на них различное, иногда противоположное влияние (табл. 40), обусловленное действиями медиаторов. *Основным медиатором симпатической нервной системы является норадреналин, парасимпатической – ацетилхолин.*

Симпатическая нервная система опосредует реакцию организма типа «борьбы или бегства». Расширение бронхов и увеличение легочной вентиляции, увеличение частоты и силы сердечных сокращений, сужение артерий кожи, желудочно-кишечного тракта, почек и расширение артерий мышц, миокарда приводит к увеличению доставки кислорода мышцам и сердцу, благодаря чему они усиливают сокращения. Этому способствует усиление распада гликогена в печени и жира в жировой ткани, что улучшает снабжение мышц, сердца и мозга глюкозой и жирными кислотами.

Преобладание активности *парасимпатической системы* обеспечивает реакции типа «отдыха и восстановления», что приводит к восстановлению сил организма. При этом сила, частота сердечных сокращений

Таблица 40

Влияние симпатических и парасимпатических нервов на различные органы

Орган или система	Влияние	
	парасимпатической части	симпатической части
Сосуды головного мозга	Сужение	Расширение
Зрачок	Сужение	Расширение
Слюнные железы	Усиление секреции	Снижение секреции
Периферические артериальные сосуды	Сужение	Расширение
Бронхи	Сужение	Расширение
Сердечные сокращения	Замедление	Ускорение и усиление
Потоотделение	Уменьшение	Усиление
Желудочно-кишечный тракт	Усиление двигательной активности	Ослабление двигательной активности
Надпочечник	Снижение секреции гормонов	Усиление секреции гормонов
Мочевой пузырь	Сокращение	Расслабление

и просвет воздухоносных путей уменьшаются, артерии скелетных мышц суживаются, а желудочно-кишечного тракта расширяются. Это приводит к уменьшению кровотока в мышцах, миокарде и увеличению в пищеварительном тракте, что усиливает пищеварение.

Эрекция полового члена и клитора, возбуждение женских половых органов связаны с возбуждением парасимпатических нейронов крестцового отдела спинного мозга; во время оргазма происходит активация симпатических нейронов нижних грудных и верхних поясничных сегментов.

Центральная регуляция функций вегетативной нервной системы осуществляется корой больших полушарий через гипоталамус и ствол мозга (главным образом продолговатый мозг). Из этих структур выходят основные проводящие пути, которые направляются к преганглионарным нейронам.

➲ Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Какие классификации нервной системы вы знаете?

2. Чем отличается аксон от дендрита (по строению и по функции)?

3. Что называют сегментом спинного мозга?

4. Какие части выделяют в сером веществе спинного мозга?

5. Перечислите основные отделы спинного мозга.

6. Ядра каких анализаторов в коре большого мозга вы знаете?

7. В чем заключается функциональная специализация полушарий спинного мозга?

8. Каковы строение и функция гипоталамуса (подбугорья)?

9. Назовите основные структуры мозжечка и опишите его функцию.

10. Какие центры продолговатого мозга вы знаете?

11. Какие структуры мозга участвуют в образовании эмоций?

12. Перечислите закономерности строения периферической нервной системы.

13. Назовите чувствительные, двигательные и смешанные черепные нервы и порядковый номер каждого из них.

14. Назовите нервные сплетения и зоны их иннервации.

15. Перечислите основные принципы строения вегетативной нервной системы и назовите ее части.

16. Назовите ядра (центры) автономной (вегетативной) нервной системы и места их расположения.

17. Назовите анатомические образования, входящие в состав периферического отдела автономной (вегетативной) нервной системы.

18. Дайте сравнительную характеристику отделов вегетативной нервной системы и расскажите об их функциях.

19. Опишите связи между органами чувств и здоровьем человека.

ОРГАНЫ ЧУВСТВ

Взаимодействие организма с внешней средой осуществляется органами чувств, или анализаторами. Выделяют органы зрения, слуха, равновесия, вкуса, обоняния и осязания (кожного чувства).

С помощью органов чувств человек не только «ощущает» внешний мир благодаря труду и членораздельной речи, на основе ощущений человек обладает особыми, присущими только ему социальными формами отражения – сознанием, самосознанием, способностью предвидеть (прогнозировать), творчеством и др.

И. П. Павлов разработал принципиально новое учение об анализаторах. Согласно ему, каждый анализатор является комплексным «механизмом», который не только воспринимает сигналы внешней среды и преобразует их энергию в нервный импульс, но и производит высший анализ и синтез.

Каждый анализатор состоит из трех частей. **Первая** – *периферическая часть* (рецепторная клетка), которая воспринимает энергию внешнего раздражения и перерабатывает ее в нервный импульс. При этом каждая рецепторная клетка воспринимает раздражения с определенной зоны – рецептивного поля, представляющего собой все точки периферического отдела анализатора, возбуждение которых влияет на данный нейрон. Чем больше число рецепторов, воспринимающих стимул, и частота нервных импульсов, тем больше размеры воспринимаемого раздражения и его сила. **Вторая часть** – *проводящие пути*, по которым нервный импульс следует к нервному центру. Проводящие пути проходят через несколько уровней переключения (в спинном мозге, стволе, головном мозге и таламусе) и достигают **третьей части** – *коркового конца анализатора* (сенсорный центр), который расположен в соответствующих участках коры головного мозга (см. рис. 217). В корковом центре сигналы внешнего мира реконструируются, сличаются. Сигналы, поступающие от различных анализаторов, интегрируются с информацией, которая хранится (накапливается) в

памяти для создания определенного восприятия внешнего мира, т. е. имеет место высший анализ.

Любое ощущение имеет четыре параметра: пространственный, временной, интенсивность (или количество) и качество (или модальность) (табл. 41).

Каждый анализатор реагирует оптимально только на определенные адекватные стимулы. Однако специфичность анализаторов связана со специфичностью рецепторов и характером центральной обработки информации.

Для восприятия важную роль играет предшествующий опыт. Раздражения внешней среды интерпретируются мозгом с учетом накопленной информации. Если же информация новая или неполная, мозг выдвигает некую гипотезу (Ж. Годфруа, 1992). Восприятие человека осуществляется по определенным принципам. Самый важный из этих принципов состоит в том, что *любой образ или предмет воспринимается как фигура, выделяющаяся на каком-то фоне.* Наш мозг действительно имеет тенденцию (по-видимому, врожденную) структурировать сигналы таким образом, что все, что меньше или имеет более правильную конфигурацию, а главное, то, что имеет для нас какой-то смысл, воспринимается как фигура; она выступает на некотором фоне, а сам фон воспринимается гораздо менее структурированным. Это относится прежде всего к зрению, но также и к другим чувствам. Второй принцип – это *принцип заполнения пробелов*, проявляющийся в том, что наш мозг всегда старается свести фрагментарное изображение в фигуру с простым и полным контуром. Поэтому, когда предмет, образ, мелодия, слово или фраза представлены лишь разрозненными элементами, мозг будет систематически пытаться собрать их воедино и добавить недостающие части. *Объединение (группировка) элементов* – это еще один аспект организации восприятия. Элементы могут объединяться по разным признакам, например таким, как близость, сходство, непрерывность (воображаемая) или симметрия. *Принцип сходства* состоит в том, что нам легче объединять схожие элементы. Элементы будут также организовываться в единую форму, если они сохраняют одно

Таблица 41

Основные категории в области сенсорных процессов – модальность и качество
(по Ф. Блуму и соавт., с изменениями)

Модальность	Чувствительный орган	Качество	Рецепторы
Зрение	Сетчатка глаза	Яркость Контрастность Движение Размеры Цвет	Палочки и колбочки – отростки фоторецепторных клеток
Слух	Улитка	Высота Тембр	Волосковые рецепторные клетки
Равновесие	Вестибулярный орган	Сила тяжести Вращение	Волосковые рецепторные клетки
Осязание	Кожа	Давление Вибрация Тепло Холод	Рецепторы кожи
Вкус	Язык (вкусовые почки)	Вкус: сладкий, кислый, горький, соленый	Вкусовые сосочки языка (вкусовые клетки)
Обоняние	Обонятельная область слизистой оболочки полости носа	Запахи: цветочные (душистые) фруктовые (эфирные) мускусные (амброзиевые) камфарные или миндальные (ароматные) чесночные, хлорные или серные (чесночные) горелые потовые зловонные (отталкивающие) гнилостные (тошнотворные)	Обонятельные клетки

направление. Это *принцип непрерывности.* Окружающий мир воспринимается в трех измерениях благодаря наличию парных, симметрично расположенных органов чувств. Кроме того, человек воспринимает движение и время, последнее имеет пределы от 1/18 до 2 с.

В центральной нервной системе, куда поступают нервные импульсы, вся информация обрабатывается в структурах мозга, ответственных за членораздельную речь. В результате и возникает **восприятие** – способность видеть, слышать, осязать, ощущать вкусы, запахи и положение тела в пространстве.

ОРГАН ЗРЕНИЯ

Орган зрения состоит из глазного яблока со зрительным нервом и вспомогательных органов глаза. Глазное яблоко человека шаровидной формы, относительно велико, его объем у взрослого человека в среднем 7,5 см^3. Глазное яблоко состоит из ядра, образованного тремя оболочками: фиброзной, сосудистой и внутренней, или сетчаткой (рис. 230). Наружная **фиброзная оболочка** подразделяется на задний отдел – *склеру* (плотная соединительнотканная оболочка) и прозрачную выпуклую *роговицу,* лишенную кровеносных сосудов.

Сосудистая оболочка глазного яблока (хориоидеа) расположена под склерой, имеет толщину 0,1 – 0,22 мм. Она богата кровеносными сосудами и состоит из трех частей: собственно сосудистой оболочки, ресничного тела и радужки. Основу *собственно сосудистой оболочки* составляет густая сеть переплетающихся между собой артерий и вен, между которыми располагается рыхлая волокнистая соединительная ткань, богатая крупными пигментными клетками.

Кпереди сосудистая оболочка переходит в утолщенное *ресничное тело* кольцевидной формы, которое предназначено для аккомодации глаза, поддерживая, фиксируя и растягивая хрусталик. На разрезах, проведенных через меридианы глазного яблока, ресничное тело выглядит как треугольник, обращенный своим основанием

в переднюю камеру глаза, а кзади вершиной, переходящей в собственно сосудистую оболочку. Ресничное тело делится на две части: внутреннюю – ресничный венец и наружную – ресничный кружок. От поверхности последнего по направлению к хрусталику отходят 70 – 75 ресничных отростков длиной около 2 мм каждый, к которым прикрепляются волокна ресничного пояска (цинновой связки), идущие к хрусталику. Сзади ресничное тело и его отростки покрыты ресничной частью сетчатки. Большая часть ресничного тела – это ресничная мышца. При ее сокращении хрусталик расправляется, округляется, вследствие этого выпуклость и преломляющая сила его увеличиваются, происходит аккомодация на близлежащие предметы. Гладкие мышечные клетки в старческом возрасте частично атрофируются, на их месте появляются участки соединительной ткани, что приводит к нарушению аккомодации и возникновению дальнозоркости.

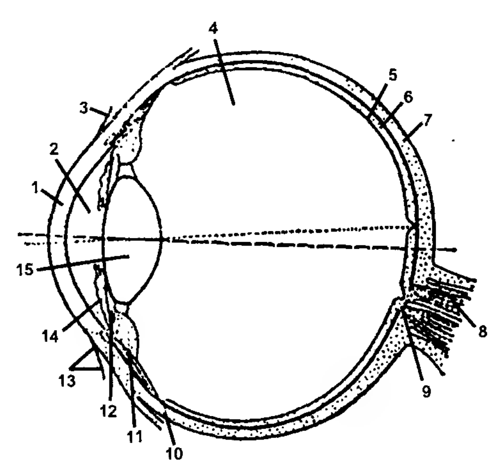


Рис. 230. *Глаз человека (разрез глазного яблока в горизонтальной плоскости, полусхематично):*
1 – роговица; 2 – передняя камера; 3 – мышца ресничного тела; 4 – стекловидное тело; 5 – сетчатка; 6 – сосудистая оболочка; 7 – склера; 8 – зрительный нерв; 9 – решетчатая пластинка; 10 – зубчатая линия; 11 – ресничное тело; 12 – задняя камера; 13 – конъюнктива; 14 – радужная оболочка; 15 – хрусталик; штриховой линией обозначена оптическая ось глаза, пунктирной – зрительная

Ресничное тело кпереди продолжается в *радужку*, которая, располагаясь между роговицей и хрусталиком, представляет собой круглый диск с отверстием в центре (зрачок). В толще сосудистого слоя радужки проходят две мышцы. Волокна одной, расположенные циркулярно, образуют сфинктер (суживатель) зрачка; волокна другой, расширяющей зрачок (его дилататор), имеют радиальное направление и лежат в задней части сосудистого слоя глазного яблока. Расширитель зрачка иннервируется симпатическими, сфинктер – парасимпатическими волокнами. Различное количество и качество пигмента меланина в радужке обусловливает цвет глаз – карий, черный (при наличии большого количества пигмента) или голубой, зеленоватый (если мало пигмента), альбиносов.

Многие издревле старались выявить связь между жизнью, наклонностями к различным психическим, эмоциональным состояниям и зрачком. В наше время все большее внимание привлекается к иридодиагностике, когда радужку приравнивают к своеобразному табло, информирующему о локализации в теле различных заболеваний.

Внутренняя **светочувствительная оболочка** глазного яблока – сетчатка – на всем протяжении прилежит к сосудистой оболочке. Она состоит из двух листков: внутреннего – светочувствительного (нервная часть) и наружного – пигментного. В десятислойной сетчатке выделяют радиально ориентированные трехнейронные цепи, представленные наружным *фоторецепторным слоем*, средним – *ассоциативным* и внутренним – *ганглионарным* (рис. 231). К сосудистой оболочке снаружи прилежит слой, состоящий из пигментных эпителиальных клеток, которые соприкасаются со слоем *палочек и колбочек* (рис. 232). И те и другие представляют собой *периферические отростки фоторецепторных клеток (I нейрон)*. Каждая палочка состоит из наружного и внутреннего сегментов. Первый – светочувствительный – образован сдвоенными мембранными дисками, представляющими собой складки плазматической мембраны (отделенные от нее), в которую встроен зрительный пурпур – родопсин. Во внутреннем сегменте залегают органеллы.

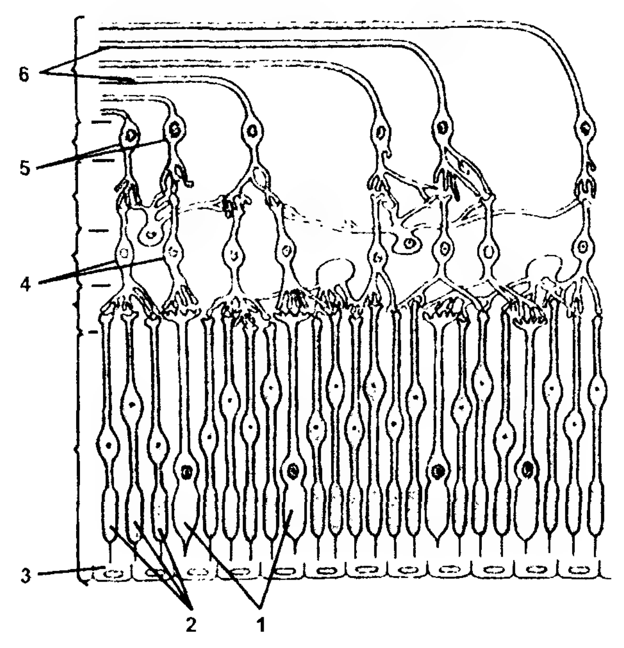


Рис. 231. *Схема строения сетчатки глаза:*
1 – колбочки; 2 – палочки; 3 – пигментные клетки; 4 – биполярные клетки; 5 – ганглиозные клетки; 6 – нервные волокна; стрелкой показано направление пучка света

Колбочки отличаются от палочек большей величиной и характером дисков. В наружном сегменте колбочек впячивания плазматической мембраны образуют полудиски, которые сохраняют связь с мембраной. Зрительный пигмент поглощает часть падающего на него света и отражает остальную часть. Каждая палочка или колбочка содержит пигмент, который поглощает лучи с определенной длиной световой волны. Поглощая фотон света, зрительный пигмент меняет свою конфигурацию, при этом освобождается энергия, которая используется для осуществления цепи химических реакций, что и приводит к возникновению нервного импульса.

В сетчатке глаза человека содержится один тип палочек и три типа колбочек, каждый из которых

воспринимает свет определенной длины волны: от 400 до 700 нм. Количество колбочек в сетчатке глаза человека достигает 6 – 7 млн, палочек – в 10 – 20 раз больше. Существуют три типа колбочек, каждый из которых воспринимает красный, синий или желтый свет. Палочки предназначены воспринимать информацию об освещенности и форме предметов. Палочки воспринимают слабый свет, т. е. необходимы в темноте, колбочки – при ярком свете. Цветовое зрение связано с функционированием колбочек разного типа (табл. 42).

От каждой фоторецепторной клетки отходит тонкий отросток, образующий синапс с отростками *биполярных*

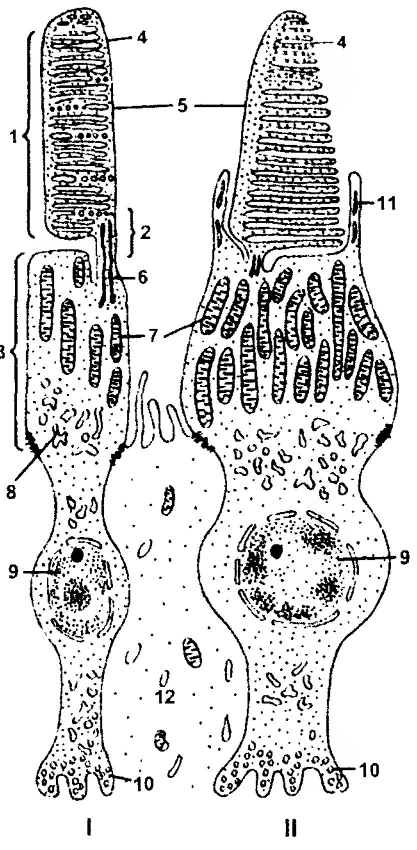


Рис. 232.
Палочковидная (I) и колбочковидная (II) зрительные клетки – фоторецепторные клетки. Ультрамикроскопическое строение:
1 – наружный сегмент палочки; 2 – связующий отдел между наружным и внутренним сегментами палочки; 3 – внутренний сегмент палочки; 4 – диски; 5 – клеточная оболочка; 6 – двойные микрофибриллы; 7 – митохондрии; 8 – пузырьки эндоплазматической сети; 9 – ядро; 10 – область синапса с биполярным нейроцитом; 11 – пальцевидные отростки внутреннего сегмента колбочковидной зрительной клетки; 12 – глиальная клетка (по И. В. Алмазову и Л. С. Сутулову)

Таблица 42

Восприятие цвета колбочками

Колбочки	Воспринимаемый цвет
Все виды	Белый
Синие	Фиолетовый
Синие, зеленые	Синий, сине-зеленый
Зеленые, красные	Желтый

нейронов (*II нейрон*), которые, в свою очередь, передают возбуждение крупным *ганглиозным клеткам (III нейрон*). Их аксоны (500 тыс. – 1 млн) и образуют зрительный нерв, который направляется в полость черепа через канал зрительного нерва.

Хрусталик – абсолютно прозрачная двояковыпуклая линза диаметром около 9 мм. Коэффициент преломления хрусталика в поверхностных слоях равен 1,32, в центральных – 1,42. Хрусталик как бы подвешен на цинновой связке, волокна которой также прозрачны, они сливаются с веществом хрусталика и передают ему движения ресничной мышцы. При натяжении связки (расслабление ресничной мышцы) хрусталик уплощается (установка на дальнее видение), при расслаблении связки (сокращение ресничной мышцы) выпуклость хрусталика увеличивается (установка на ближнее видение). Это и называется *аккомодацией глаза*. При нормальном зрении человек способен четко видеть предметы на расстоянии 60 м. Минимальный предел четкого видения меняется с возрастом: в 10 лет – 7 см, в 20 лет – 15 см, в 40 лет – 25 см, в 50 лет – 40 см, что связано с возрастными изменениями хрусталика и развитием дальнозоркости. Глаз человека значительно менее совершенен, чем у многих животных. Так, например, беркут замечает зайца с высоты более 3 км, а сокол – голубя на расстоянии более 8 км.

Стекловидное тело, заполняющее пространство между сетчаткой и хрусталиком, представляет собой прозрачное аморфное межклеточное вещество желеобразной консистенции, его индекс светопреломления (1,334) близок к индексу светопреломления хрусталика (1,32 – 1,42).

Принцип устройства фотоаппарата аналогичен строению глаза. Роль диафрагмы в глазу выполняет зрачок,

который в зависимости от освещенности суживается (при ярком свете) или расширяется (при тусклом свете). Объективом служат хрусталик и стекловидное тело. Световые лучи в глазу попадают на сетчатку, при этом изображение перевернутое.

Пучок света благодаря светопреломляющим средам (и в первую очередь аккомодации хрусталика) попадает на желтое пятно сетчатки, являющееся зоной наилучшего видения. Световые волны достигают колбочек и палочек лишь после того, как пройдут почти всю толщу сетчатки.

На нижней поверхности мозга зрительные нервы перекрещиваются, причем перекрещиваются лишь волокна, идущие от медиальной (носовой) половины сетчатки. В каждом зрительном тракте проходят волокна, несущие импульсы от клеток медиальной половины сетчатки противоположного глаза и латеральной (височной) половины своей стороны. Часть волокон зрительного тракта после «переключения» в одном из подкорковых центров несут импульсы к клеткам коры затылочной доли больших полушарий возле шпорной борозды, где и заканчиваются (корковый конец зрительного анализатора). Другая часть волокон образует синапсы с нейронами верхнего холмика четверохолмия, откуда нервные импульсы следуют в ядра глазодвигательного нерва, иннервирующие мышцы глаза, мышцу, суживающую зрачок, и ресничную. Таким образом, в ответ на попадание световых волн в глаз зрачок суживается, а глазные яблоки поворачиваются в направлении пучка света.

Вспомогательные органы глаза. Глазное яблоко может вращаться так, чтобы на рассматриваемом предмете сходились обе зрительные оси. Этому, кроме того, способствуют аккомодация, а также движения тела и головы. *Четыре прямые* (верхняя, нижняя, медиальная, латеральная) и *две косые* (верхняя и нижняя) поперечнополосатые мышцы составляют двигательный аппарат глаза. Прямые мышцы поворачивают глазное яблоко в соответствующем направлении, косые – вокруг сагиттальной оси: верхняя – вниз и кнаружи, нижняя – вверх и кнаружи.

Благодаря содружественному действию указанных мышц движения обоих глазных яблок – синхронные.

Веки защищают глазное яблоко спереди. Они представляют собой кожные складки, ограничивающие глазную щель и закрывающие ее при смыкании. В толще хрящей века заложены открывающиеся по их краям разветвленные сальные (мейбомиевы) железы. Задняя поверхность век покрыта конъюнктивой, которая продолжается в конъюнктиву глаза. Конъюнктива – тонкая слизистая оболочка, которая ограничивает конъюнктивальный мешок. По краям век располагаются в 2 – 3 ряда ресницы, в их волосяные сумки открываются выводные протоки сальных и потовых ресничных желез. На каждом веке около 80 ресниц, которые защищают глаза от попадания инородных частиц. Ресницы обновляются примерно в течение 100 дней. Человек регулярно моргает, примерно один раз за 5 секунд.

Слезный аппарат включает одноименную железу и систему слезных путей. От 5 до 12 выводных канальцев открываются в конъюнктивальный мешок. У медиального угла глаза, на краях век, там, где они расходятся, окружая слезное озеро, расположен слезный сосочек, на котором имеются узкие отверстия – слезные точки, дающие начало слезным канальцам (рис. 233), впадающим в слезный мешок, нижний конец которого переходит в носослезный проток, открывающийся

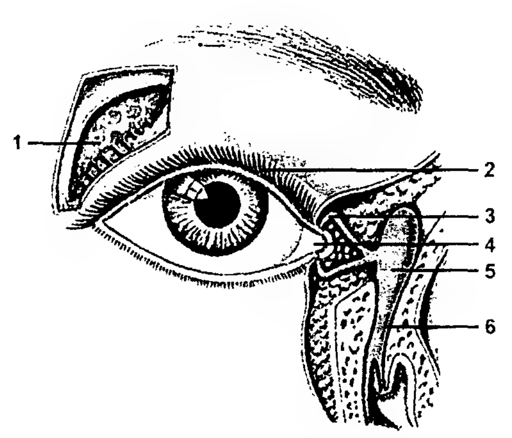


Рис. 233. *Слезный аппарат правого глаза:*
1 – слезная железа;
2 – верхнее веко;
3 – слезный каналец;
4 – слезное озеро;
5 – слезный мешок;
6 – носослезный проток

в полость носа. Вот почему при обильном слезовыделении человек начинает сморкаться.

Слезы увлажняют конъюнктиву глаза и обезвреживают микроорганизмы. Без слез конъюнктива и роговица высохли бы и человек ослеп. Ежедневно слезные железы вырабатывают около 100 мл слезы. Со слезами выделяются из организма химические вещества, образующиеся при нервном напряжении или эмоциональном стрессе. Гормон пролактин способствует выработке и выделению слезной жидкости, поэтому женщины плачут значительно чаще, чем мужчины. Слеза имеет слабощелочную реакцию, в основном состоит из воды, в которой содержится около 1,5% NaCl, 0,5% альбумина и слизь. Кроме того, в слезе имеется лизоцим, обладающий бактерицидным действием.

Глаз издревле наделялся священными функциями. Поэтому умершему глаза сразу стараются закрыть, дабы он «не сглазил». В любом языке имеется много эмоциональных эпитетов, связанных с органом зрения. Весьма сложна символика, касающаяся левого и правого глаза, «дурного глаза», количества глаз (циклопы, «третий глаз» и т. п.).

КРАТКИЙ ОЧЕРК РАЗВИТИЯ ОРГАНА ЗРЕНИЯ В ФИЛО- И ОНТОГЕНЕЗЕ

На ранних этапах филогенетического развития возникают специализированные морфологические структуры, воспринимающие свет. Так, у низших беспозвоночных животных (например, кишечнополостных) имеются специфические чувствительные клетки эктодермального происхождения, которые расположены на всем протяжении кожи. Они воспринимают световые раздражения. У беспозвоночных световоспринимающий аппарат чаще всего расположен на переднем (головном) конце, однако встречается и на других участках тела. В процессе эволюционного развития в головном отделе образуется выстланная чувствительными клетками ямка,

открытая кнаружи (например, у моллюсков), появляются светопреломляющие структуры, расположенные впереди ямки. Дальнейшее развитие приводит к образованию глаза в виде пузырька.

У высших беспозвоночных глаза устроены сложно, например фасеточные глаза насекомых (пчелы). Следующий этап – глаз позвоночных животных в виде двустенного бокала. У всех многоклеточных животных фоторецепторы являются первично чувствующими нервными клетками, дендриты которых претерпели существенные изменения.

У позвоночных животных светочувствительные приборы представлены описанными *палочками* и *колбочками*, в которых хорошо выражены мембранные образования. Однако у рыб еще слабо выражено разделение на палочки и колбочки. У рептилий имеются лишь колбочки, у большинства млекопитающих преобладают палочки, а у водных и ночных животных колбочки вообще отсутствуют. Следует подчеркнуть, что у всех многоклеточных животных белки мембран палочек и колбочек – это оксины, которые при попадании света распадаются, а впоследствии восстанавливаются. У позвоночных животных усложняется строение светопреломляющих сред и появляются вспомогательные органы глаза. Лишь у амфибий возникают мышцы в радужке и ресничном теле. Хрусталик рыб почти шаровидный, его перемещение вследствие сокращения мышцы, передвигающей хрусталик, приводит к аккомодации. У рептилий и птиц аккомодация хрусталика достигается путем изменения его кривизны. Лишь у млекопитающих хрусталик не передвигается, аккомодация происходит только благодаря изменению его кривизны.

Формирование век начинается лишь у рыб. У большинства наземных позвоночных животных, наряду с верхним и нижним веками, имеется и третье веко (мигательная перепонка), которое у приматов сохраняется лишь в виде небольшой складки конъюнктивы. Слезная железа и слезный аппарат возникают лишь у наземных позвоночных животных. У приматов в процессе

эволюционного развития глазницы постепенно перемещаются вперед на переднюю сторону головы. Это осуществляется благодаря образованию костной перегородки между глазницей и височной ямкой и имеет целью создание параллельных зрительных осей.

У млекопитающих (и человека) развитие частей глаза происходит из различных источников. Светочувствительная оболочка (сетчатка) происходит из боковой стенки мозгового пузыря (будущий промежуточный мозг), хрусталик – непосредственно из эктодермы, сосудистая и фиброзная оболочки – из мезенхимы. В конце 1-го месяца развития зародыша человека боковые стенки переднего мозгового пузыря выпячиваются, образуя первичные пузырьки. Их ножки – глазные стебельки – превращаются в зрительные нервы, а передняя часть пузырька впячивается в его полость, таким образом формируя двухслойный бокал, который преобразуется в сетчатку. Из внутреннего слоя стенки глазного бокала образуется внутренний светочувствительный (нервный) слой сетчатки, из наружного – наружный пигментный слой.

Хрусталик формируется из утолщения эктодермы, расположенной впереди глазного пузырька. Вскоре будущий хрусталик отшнуровывается от эктодермы. На 2-м месяце развития из мезенхимы, окружающей глазной бокал, начинают формироваться сосудистая оболочка, склера, роговица и стекловидное тело. В состав глазного стебелька входит гиалоидная артерия, которая кровоснабжает эпителиальные элементы формирующегося глаза. Впоследствии она атрофируется. В течение 6 – 8 месяцев внутриутробного развития исчезают сосуды стекловидного тела и капсулы хрусталика, рассасывается зрачковая мембрана, закрывающая отверстие зрачка. Складки эктодермы, образующие веки, начинают формироваться на 3-м месяце развития. Из эктодермы происходит и эпителий конъюнктивы. Из выростов последнего возникает слезная железа.

Глазное яблоко новорожденного ребенка относительно большое. Масса глазного яблока составляет в среднем 2,2 г, его объем равен 3,25 см^3, продольный диаметр 17,3 мм, поперечный – 16,7 мм. До двухлетнего

возраста глазное яблоко увеличивается на 40% по сравнению с первоначальной величиной у новорожденного, в 5 лет – на 70%, у взрослого – в три раза. В глазнице у ребенка глазное яблоко расположено более поверхностно и латерально, тогда как у взрослого глубже. Это изменение положения связано с развитием носа и жировой клетчатки в глазнице. Широкая и толстая роговица новорожденного ребенка, резко отграниченная от склеры, имеет сильно выраженную кривизну, которая практически не меняется после рождения, ее толщина составляет 3 – 4 мм, диаметр по экватору 6 – 7 мм, радиус передней поверхности хрусталика равен 5 мм, задней – 4 мм (И. И. Бобрик и В. И. Минаков, 1990).

Быстрый рост хрусталика происходит в течение первого года жизни, после чего хрусталик растет медленно. Тонкая радужка новорожденного беднее пигментом, по мере роста ребенка радужка утолщается, в ней увеличивается количество пигмента. Слабо развитое ресничное тело новорожденного быстро растет. Относительно тонкая сетчатка развита хорошо. Зрительный нерв тонкий и короткий, он удлиняется по мере роста глазного яблока. Зрительная ось глазного яблока смещена в латеральном направлении. К моменту рождения мышцы глазного яблока уже развиты хорошо. Относительно большие слезные железы новорожденного практически не функционируют. Слезоотделение начинается лишь в течение 2-го месяца жизни. Глазная щель у новорожденного узкая, медиальный угол глаза закруглен. В дальнейшем глазная щель быстро увеличивается. У детей до 14 – 15 лет она широкая, поэтому глаз кажется больше, чем у взрослого человека.

ПРЕДДВЕРНО-УЛИТКОВЫЙ ОРГАН (ОРГАН СЛУХА И РАВНОВЕСИЯ)

Органы слуха и равновесия (статического чувства) у человека объединены между собой в сложную систему, разделенную на три отдела: наружное ухо, среднее ухо и внутреннее ухо (рис. 234).

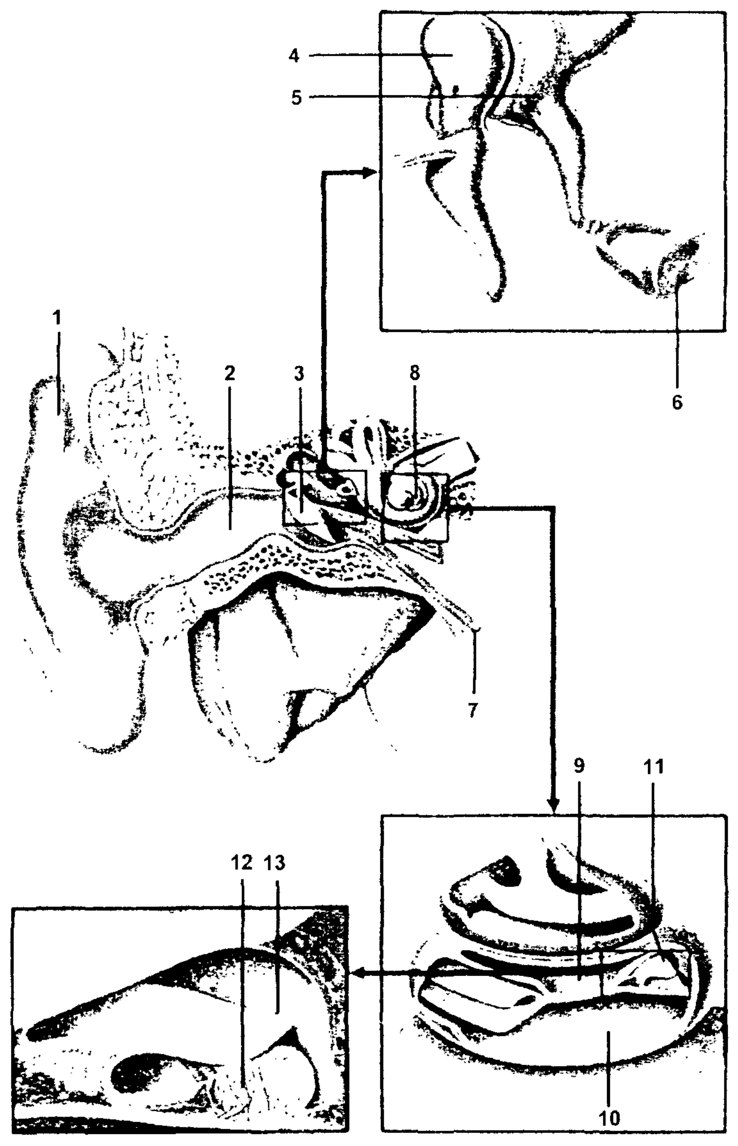


Рис. 234. *Орган слуха:*

1 – ушная раковина; 2 – наружный слуховой проход; 3 – барабанная перепонка; 4 – молоточек; 5 – наковальня; 6 – стремя; 7 – слуховая труба; 8 – улитка; 9 – лестница преддверия; 10 – барабанная лестница; 11 – улитковый проток; 12 – спиральный (кортиев) орган; 13 – покровная мембрана

Наружное ухо. *Ушная раковина* – эластический хрящ сложной формы, на дне которого находится наружное слуховое отверстие. Считают, что расстояние между ушами помогает определению направления источника звука. Одновременно человек получает информацию о времени, фазе и силе звука. Рисунок ушной раковины человека индивидуален, не изменяется с возрастом. Мифологичны представления о форме мочки уха, его оттопыренности, символике ношения сережек. Мышцы ушной раковины почти не развиты, поэтому мы не в состоянии «навострить уши», «держать ушки на макушке», «держать ухо востро», «хлопать ушами» и т. п. Ушная раковина отнюдь не массивный рупор. Здесь на маленькой площади встречаются пять нервов различной природы (тройничный, веточки шейного сплетения, промежуточного, языкоглоточного, блуждающего нервов). Отсюда не только обусловленность рефлекторных связей с внутренними органами, но и представительство последних на ушной раковине. Иными словами, на ушной раковине представлена вся чувствительность тела и внутренних органов. Поэтому можно использовать ушную раковину для получения биологически важной информации о состоянии любого органа.

Наружный слуховой проход длиной 33 – 35 мм закрыт *барабанной перепонкой*, которая отделяет наружное ухо от среднего. Она представляет собой пластинку толщиной 0,1 мм, имеющую форму эллипса, размерами 9×11 мм. В эпителии, выстилающем наружный слуховой проход, наряду с большим количеством сальных имеются особые трубчатые серные железы (видоизмененные потовые), вырабатывающие вязкий, желтоватый секрет – «ушную серу». Вот почему даже при самой сильной жаре у человека из наружного слухового прохода не выделяется пот.

Среднее ухо представляет собой воздухоносную *барабанную полость* объемом около 1 см, расположенную в толще пирамиды височной кости. В барабанной полости находятся три слуховые косточки и сухожилия мышц. Барабанная полость продолжается в *слуховую (евстахиеву) трубу*, которая открывается в носовой

части глотки. Труба выполняет очень важную функцию – способствует выравниванию давления воздуха внутри барабанной полости по отношению к наружному. Слуховые косточки (*стремя, наковальня, молоточек*) составляют цепь, передающую звуковые колебания и соединяющую барабанную перепонку с закрытым вторичной барабанной перепонкой окном преддверия, ведущим в полость внутреннего уха. Рукоятка молоточка сращена с барабанной перепонкой, а его головка сочленена с телом наковальни. Длинный отросток наковальни сочленяется с головкой стремечка, основание которого входит в окно преддверия. Косточки покрыты слизистой оболочкой. Две мышцы (напрягающая барабанную перепонку и стременная) регулируют движение косточек.

Внутреннее ухо, расположенное в пирамиде височной кости, состоит из *перепончатого лабиринта*, который залегает в *костном лабиринте*. Между обоими лабиринтами имеется пространство, заполненное перилимфой. Три костных полукружных канала лежат в трех взаимно перпендикулярных плоскостях: сагиттальной, горизонтальной, фронтальной. Каждый канал имеет по две ножки, одна из которых (ампулярная костная ножка) перед впадением в преддверие расширяется, образуя ампулу. Соседние ножки переднего и заднего каналов соединяются, образуя общую костную ножку, поэтому три канала открываются в преддверие пятью отверстиями. Костная улитка образует 2,5 витка вокруг горизонтально лежащего стержня-веретена.

Перепончатый лабиринт, повторяющий форму костного, заполнен эндолимфой. Лабиринт состоит из двух частей: вестибулярного и улиткового лабиринтов. *Вестибулярный лабиринт* – периферический отдел статокинетического анализатора (орган равновесия) – состоит из *двух мешочков: эллиптического (маточка) и сферического*, которые сообщаются между собой, а также *трех полукружных протоков*, залегающих в одноименных костных каналах. Одна из ножек каждого протока, расширяясь, образует *перепончатые ампулы*. Участки стенки мешочков, выстланные чувствительными

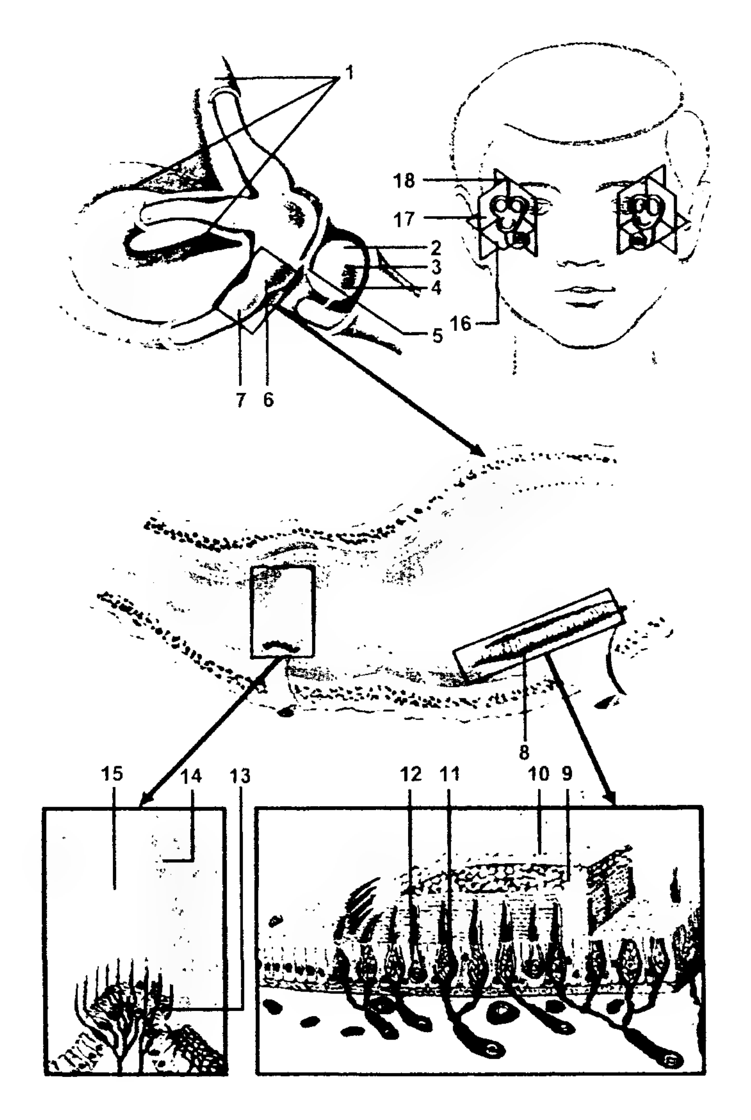


Рис. 235. *Орган равновесия:*

1 – полукружные каналы; 2 – преддверие; 3 – сферический мешочек; 4 – пятно сферического мешочка; 5 – эндолимфатический проток; 6 – эллиптический мешочек; 7 – ампула; 8 – отолитовый аппарат; 9 – статоконии; 10 – мембрана статоконий; 11 – поддерживающие клетки; 12, 13 – волосковые сенсорные клетки; 14 – ампульный гребешок; 15 – купол; 16 – латеральный полукружный канал; 17 – передний полукружный канал; 18 – задний полукружный канал

рецепторными клетками, называются пятнами, аналогичные участки ампул – гребешками (рис. 235).

Эпителий пятен содержит воспринимающие (рецепторные) волосковые клетки, на верхних поверхностях которых имеется по 60 – 80 волосков (микроворсинок), обращенных в полость лабиринта. Кроме волосков, каждая клетка снабжена одной ресничкой. Поверхность клеток покрыта студенистой мембраной, содержащей кристаллы углекислого кальция (статолиты). Мембрана поддерживается статическими волосками волосковых клеток.

Нервные окончания разветвляются, окружая наподобие чаш рецепторные клетки, формируют синапсы с их телами. Рецепторные клетки пятен воспринимают изменения силы тяжести, прямолинейные движения и линейные ускорения. *Ампулярные гребешки* выстланы аналогичными волосковыми клетками и покрыты желатинообразным куполом, в который проникают реснички. Они воспринимают изменение углового ускорения.

При изменении силы тяжести, положения головы, тела, при ускорении движения мембрана скользит, а купол смещается. Это приводит к напряжению волосков, что вызывает изменение активности различных ферментов волосковых клеток и возбуждение мембраны, которое в конечном итоге передается ядрам мозжечка, спинному мозгу и коре теменной и височной долей больших полушарий, где находится корковый центр анализатора равновесия.

Улитковый лабиринт – периферический конец слухового анализатора залегает в костной улитке. Костный спиральный канал разделяет проток на три части, занимая среднюю из них: верхняя – так называемая лестница преддверия, нижняя – барабанная лестница. В них находится перилимфа. Улитковый проток заполнен эндолимфой и представляет собой соединительнотканный мешок длиной около 3,5 см. Улитковый проток на поперечном разрезе имеет треугольную форму. На барабанной стенке и по всей длине улиткового канала располагается воспринимающий звуки *спиральный орган* (кортиев). По всей его длине тянется в виде

спирали покровная мембрана – лентовидная пластинка железообразной консистенции, касаясь вершин его рецепторных волосковых клеток, лежащих на базилярной соединительнотканной мембране. Мембрана образована примерно 24 тыс. тонких радиальных коллагеновых волокон, длина которых возрастает от основания улитки к ее вершине.

Рецепторные клетки несут на своей поверхности слуховые волоски (микроворсинки), верхушки которых прикрепляются к описанной покровной пластинке. К телам волосковых клеток подходят нервные окончания, образующие с ними синапсы. Тела афферентных нейронов (первые нейроны) залегают в спиральном ганглии, расположенном в толще спиральной костной пластинки. Высокие звуки раздражают только волосковые клетки, расположенные на нижних завитках улитки, а низкие звуки – волосковые клетки вершины улитки и часть клеток на нижних завитках.

Звуковые волны через наружный слуховой проход достигают барабанной перепонки. Ее колебания передаются через цепь слуховых косточек на окно преддверия,

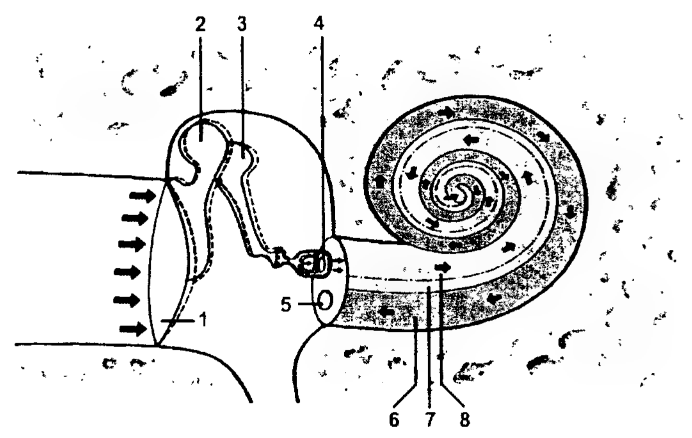


Рис. 236. *Распространение звуковой волны (показано стрелками) в наружном среднем и внутреннем ухе: 1 – барабанная перепонка; 2 – молоточек; 3 – наковальня; 4 – стремя; 5 – круглое окно; 6 – барабанная лестница; 7 – улитковый проток; 8 – лестница преддверия*

что вызывает передвижение перилимфы и воспринимается в улитковом протоке эндолимфой. Благодаря этому происходит волнообразное движение основной мембраны, которая в зависимости от частоты и интенсивности звука колеблется по всей своей длине (рис. 236). Эти колебания вызывают в волосковых клетках определенные химические процессы, в результате которых генерируются нервные импульсы. В конечном итоге импульсы проводятся к коре височной доли больших полушарий мозга, где расположен центральный (корковый) конец слухового анализатора.

Человек способен воспринимать звуковые колебания от 16 Гц (16 колебаний в секунду) до 21 000 Гц. С возрастом эта величина снижается в два-три раза – до 5000 Гц у старых людей. Некоторые животные способны воспринимать колебания до 20 – 30 тыс. Гц, например летучие мыши – до 210 000 Гц, дельфины – до 280 000 Гц. Сила звука измеряется в децибелах. Так, если принять абсолютную тишину за 0, то шелест падающих листьев вызывает силу звука в 10 децибел, шепот – 20, обычная беседа – 60, движущийся автомобиль – от 60 до 90, интенсивное дорожное движение – 100 – 110, рок-музыка в исполнении оркестра – 110 – 120, а работающий двигатель реактивного самолета – 140. Шум вредно действует на орган слуха и на психику человека, вызывая психоэмоциональный стресс.

КРАТКИЙ ОЧЕРК РАЗВИТИЯ ОРГАНА СЛУХА И РАВНОВЕСИЯ В ФИЛО- И ОНТОГЕНЕЗЕ

Беспозвоночные обладают происходящим из эктодермы статическим пузырьком, который определяет положение их тела в пространстве. У миксин появляется один полукружный канал, который соединяется с пузырьком. У круглоротых уже два полукружных канала. У всех позвоночных начиная с акуловых рыб имеется по три полукружных канала с каждой стороны головы. Выход животных из водной среды обитания на сушу привел к развитию акустического аппарата. Лишь у млекопитающих развивается спиральная улитка, число

ее завитков различно (например, у кита – 1,5, у лошади – 2, у собаки – 3, у свиньи – 4, у человека – 2,5). Перилимфатическое пространство разделено на лестницу преддверия и барабанную лестницу. Образуется окно улитки. В то же время орган равновесия, который уже достиг высокого уровня развития у рыб, в дальнейшем мало изменяется. Усложняются центры головного мозга, управляющие положением тела в пространстве.

У амфибий появляется среднее ухо. Расположенная снаружи барабанная перепонка закрывает барабанную полость. У амфибий появляется колонка, которая соединяет барабанную перепонку с овальным окошком. Особенностью среднего уха млекопитающих является наличие у них слуховых косточек, добавочных воздухоносных ячеек. У млекопитающих сначала возникает стремя, затем молоточек и наковальня. Зачатки наружного уха появляются у рептилий и птиц. Особенно хорошо развито наружное ухо у млекопитающих.

Образование перепончатого лабиринта в онтогенезе у человека начинается с утолщения эктодермы на поверхности головного отдела зародыша по бокам от нервной пластинки, клетки которой тролиферируют. На 4-й неделе эктодермальное утолщение прогибается, образует слуховую ямку, которая превращается в *слуховой пузырек*, обособляющийся от эктодермы и погружающийся внутрь на 6-й неделе. Пузырек состоит из многорядного эпителия, декретирующего эндолимфу, заполняющую просвет пузырька. *Эмбриональный слуховой нервный ганглий* делится на две части: ганглий преддверия и ганглий улитки. Затем пузырек делится на две части. Одна часть (вестибулярная) превращается в *эллиптический мешочек с полукружными каналами*, вторая часть образует *сферический мешочек* и *улитковый лабиринт*. Улитка растет, размеры завитков увеличиваются, и она отделяется от сферического мешочка. В полукружных каналах развиваются *гребешки*, в маточке и сферическом мешочке – *пятна*, в которых расположены нейросенсорные клетки.

В течение 3-го месяца внутриутробного развития в основном заканчивается формирование перепончатого

лабиринта. Одновременно начинается образование *спирального органа*. Из эпителия улиткового протока формируется покровная мембрана, под которой дифференцируются *волосковые сенсорные клетки*. Разветвления периферической части преддверно-улиткового нерва (VIII пара черепных нервов) соединяются с указанными рецепторными (волосковыми) клетками.

Одновременно с развитием перепончатого лабиринта вокруг него из мезенхимы образуется вначале *слуховая капсула*, которая замещается хрящом, а затем костью.

Полость среднего уха развивается из первого глоточного кармана и боковой части верхней стенки глотки. Слуховые косточки образуются из хряща первой (молоточек и наковальня) и второй (стремя) висцеральных дуг. Проксимальная часть первого (висцерального) кармана суживается и превращается в слуховую трубу. Появляющееся напротив формирующейся барабанной полости впячивание эктодермы – жаберная борозда – в дальнейшем преобразуется в наружный слуховой проход. Наружное ухо начинает формироваться у зародыша на 2-м месяце утробной жизни в виде шести бугорков, окружающих первую жаберную щель.

Ушная раковина у новорожденного уплощена, хрящ ее мягкий, покрывающая его кожа тонкая. Наружный слуховой проход у новорожденного узкий, длинный (около 15 мм), круто изогнут, суживается на границе расширенных медиального и латерального его отделов. Наружный слуховой проход, за исключением барабанного кольца, имеет хрящевые стенки.

Барабанная перепонка у новорожденного относительно велика и почти достигает размеров перепонки взрослого человека – 9×8 мм, она наклонена сильнее, чем у взрослого, угол наклона $35 - 40^\circ$ (у взрослого – $45 - 55^\circ$). Размеры слуховых косточек и барабанной полости у новорожденного ребенка и взрослого человека различаются мало. Стенки барабанной полости тонкие, особенно верхняя. Нижняя стенка местами представлена соединительной тканью. Задняя стенка имеет широкое отверстие, ведущее в сосцевидную

пещеру. Сосцевидные ячейки у новорожденного отсутствуют из-за слабого развития сосцевидного отростка.

Слуховая труба у новорожденного прямая, широкая, короткая (17 – 21 мм). В течение первого года жизни ребенка слуховая труба растет медленно, на втором году – быстрее. Длина слуховой трубы у ребенка в первый год жизни равна 20 мм, в 2 года – 30 мм, в 5 лет – 35 мм, у взрослого человека – 35 – 38 мм. Просвет слуховой трубы суживается постепенно от 2,5 мм у 6-месячного ребенка до 1 – 2 мм у 6-летнего ребенка.

Внутреннее ухо к моменту рождения развито хорошо, его размеры близки к таковым у взрослого человека. Костные стенки полукружных каналов тонкие, постепенно утолщаются за счет слияния ядер окостенения в пирамиде височной кости.

ОРГАН ОБОНЯНИЯ

Обонятельная область слизистой оболочки носа, которая у взрослого человека занимает 250 – 300 $мм^2$ и расположена в слизистой оболочке верхней носовой раковины и лежащей на этом уровне зоны носовой перегородки, покрыта обонятельным эпителием (рис. 237). Обонятельные клетки (их около 40 млн) имеют центральные и периферические отростки. Короткий периферический отросток (дендрит) заканчивается утолщением (обонятельная булава), на вершине которой располагается по 10 – 12 подвижных обонятельных ресничек. Центральные отростки – аксоны – собираются в обонятельные нити (20 – 40), проходящие через решетчатую пластинку одноименной кости и направляющиеся в мозг. Молекулы пахучих веществ взаимодействуют с рецепторными белками ресничек, предварительно растворяясь в секрете обонятельных желез, что генерирует нервный импульс. Он распространяется по обонятельным нервам и в конечном итоге достигает коркового центра обонятельного анализатора, который располагается в крючке и парагиппокампальной извилине больших полушарий головного мозга. Несмотря

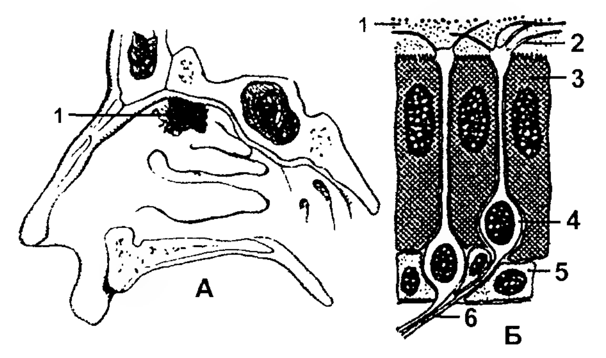


Рис. 237. *Орган обоняния:*
А – обонятельная область слизистой оболочки полости носа (1); Б – схема строения обонятельного эпителия: 1 – слой слизи; 2 – обонятельные жгутики; 3 – опорная клетка; 4 – рецепторная клетка; 5 – базальная клетка; 6 – аксоны рецепторных клеток

на то что существует всего девять четко различимых групп запахов, человек способен различить около трех тысяч. Человек ощущает запах при концентрации около 500 млн молекул в 1 $м^3$ воздуха. У многих животных обоняние развито значительно лучше, чем у человека. Так, например, собака различает до 100 000 запахов при концентрации вещества около 200 000 молекул в 1 $м^3$ воздуха, т. е. в 2500 раз меньше, чем человек. А самец бабочки «ночной павлиний глаз» способен уловить запах неоплодотворенной самки на расстоянии более 10 км!

ОРГАН ВКУСА

Орган вкуса у человека образован примерно 2000 вкусовых почек, расположенных в толще многослойного эпителия боковых поверхностей желобоватых, листовидных и грибовидных сосочков языка, а также в слизистой оболочке нёба, зева и надгортанника (рис. 238). На вершине вкусовой почки имеется отверстие, которое ведет в маленькую ямку, образованную верхушками вкусовых клеток. На верхней поверхности каждой вкусовой клетки имеется около 40 – 50 микроворсинок. Нервные волокна заходят во вкусовую почку и образуют множество синапсов с вкусовыми клетками. Растворенное вещество,

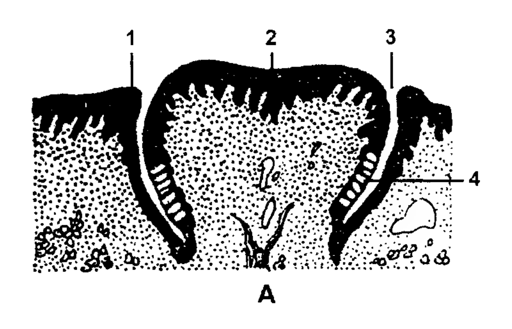
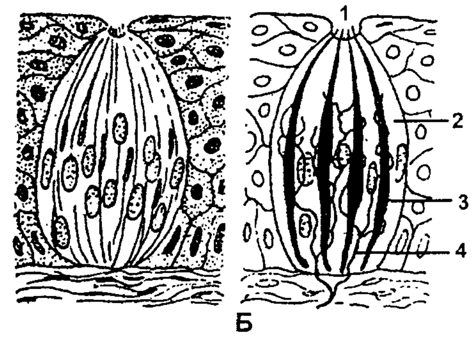


Рис. 238. *Схема строения органа вкуса: А – сосочек, окруженный валом: 1 – валик; 2 – сосочек; 3 – ровик; 4 – вкусовые почки; Б – схема строения вкусовой почки: 1 – вкусовая пора; 2 – поддерживающая клетка; 3 – вкусовая клетка; 4 – нервное волокно*



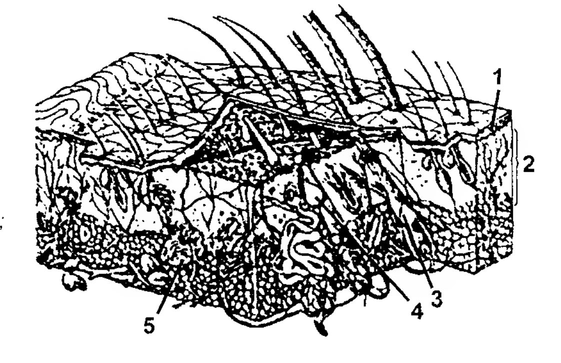
обладающее вкусом, проникает во вкусовые почки через отверстие на его вершине, реагирует с рецепторными белками цитолеммы микроворсинок, в результате чего возникает нервный импульс. Для возникновения сладкого вкуса достаточно содержания в продукте 0,5% сахара, соленого – 0,25% соли, горького – 0,002% и кислого – 0,001% кислоты.

Импульс передается по ветвям VII, IX, X пар черепных нервов, через ряд подкорковых центров к корковому концу вкусового анализатора, расположенному в коре парагиппокампальной извилины, крючке и аммоновом роге больших полушарий головного мозга.

КОЖА

Кожа выполняет многообразные функции: защитную, терморегуляционную, дыхательную, обменную, является депо крови и органом осязания (анализатор общей чувствительности). Железы кожи вырабатывают пот, кожное сало. С потом у человека в течение суток в обычных условиях выделяется около 500 мл воды, солей, конечных продуктов азотистого обмена. Кожа активно участвует в обмене витаминов, особенно

Рис. 239. *Диаграмма схематического строения кожи человека:*
1 – эпидермис;
2 – дерма;
3 – волос;
4 – сальные железы;
5 – потовая железа



важен синтез в коже витамина D под влиянием ультрафиолетовых лучей. Площадь кожного покрова взрослого человека достигает 1,5 – 2 $м^2$. Эта поверхность является рецепторным полем осязания, болевой, температурной чувствительности и важнейшей эрогенной зоной.

Кожа состоит из эпидермиса и дермы (рис. 239). *Эпидермис* – это многослойный плоский ороговевающий эпителий, толщина которого зависит от выполняемой функции. Так, на участках, подвергающихся постоянному механическому давлению, его толщина достигает 0,5 – 2,3 мм (например, ладони, подошвы); на груди, животе, бедре, плече, предплечье, шее толщина не превышает 0,02 – 0,05 см. Пигментация кожи зависит от количества меланоцитов – пигментных клеток. Пигментация у представителей разных рас различна.

Дерма, или собственно кожа, толщиной 1 – 2,5 мм образована соединительной тканью. В ней различают сосочковый и сетчатый слои. Благодаря наличию сосочков на поверхности кожи видны гребешки, разделенные бороздками. Сложное переплетение гребешков и бороздок образует рисунок, индивидуальный для каждого человека и не меняющийся в течение всей его жизни. В сосочковом слое имеются гладкие мышечные клетки. В сетчатом слое залегают корни волос, потовые и сальные железы. Подкожная клетчатка содержит жировую ткань. Этот слой играет важную роль в терморегуляции и является жировым депо организма.

Волосы – производное эпидермиса. Почти вся кожа покрыта волосами. Всего на теле человека от 200 тыс. до 1 млн. волос. Исключение составляют ладони, подошвы, переходная часть губ, головка полового члена и малые половые губы. Наибольшее число волос обычно на голове. Характер оволосения зависит от пола, возраста и относится к вторичным половым признакам. Волос имеет выступающий над поверхностью кожи стержень и корень, лежащий в толще кожи. Длина стержня колеблется от 1 – 2 мм до 1,5 м, а толщина – от 0,005 до 0,6 мм. Корень волоса расположен в волосяном фолликуле. Волосы меняются в сроки от 2 – 3 месяцев до 2 – 3 лет. Длина волос изменчива, связана с генетическими факторами, полом, возрастом, волосы растут со скоростью около 0,2 мм в сутки.

Подобно волосам, ногти также являются производным эпидермиса. Ноготь представляет собой роговую пластинку, лежащую на ногтевом ложе, ограниченную у основания и с боков ногтевыми валиками. Ногти чувствительностью не обладают и кажутся поэтому, как и волосы, «мертвыми», т. е. как бы живущими независимо от тела. По форме и естественному цвету ногтей пытаются зачастую определить свойства человека, его судьбу. Ногти растут со скоростью около 0,15 мм в сутки, на пальцах кистей сменяются каждые 3, а на пальцах стоп – каждые 4,5 мес. На протяжении жизни человек отстригает примерно 4 метра ногтей!

К железам кожи относятся потовые, сальные и молочные. Последние описаны ранее. Количество *потовых желез* около 2 – 2,5 млн, они представляют собой простые трубчатые железы. Секрет потовых желез – пот, который на 98% состоит из воды и 2% органических и неорганических веществ (минеральные соли, мочевина, мочевая кислота). С потом теряется большое количество воды, микроэлементов. При испарении пота теплоотдача усиливается, что является одним из важных механизмов терморегуляции. Потовая

система – это не только наша система охлаждения, но и своеобразный половой признак, несущий запаховую информацию. В течение суток при обычном режиме человек выделяет около 0,7 л пота, однако в жарком климате потоотделение может достигнуть 4 л в сутки, при интенсивной физической нагрузке – до 10 л.

Сальные железы отсутствуют лишь на ладонях и подошвах, наибольшее количество их на голове, спине. Вырабатываемое ими кожное сало, будучи бактерицидным, не только смазывает волосы и эпидермис, но в известной мере предохраняет его от микробов. В период полового созревания у мальчиков функция сальных желез активизируется, что связано с влиянием мужских половых гормонов.

Кожа иннервируется чувствительными нервами, отходящими от спинно-мозговых и черепных нервов, а также волокнами вегетативных нервов, подходящих к сосудам, гладким мышечным волокнам и железам. Кожа весьма обильно снабжена нервными окончаниями. В зависимости от характера воспринимаемого раздражения различают *терморецепторы, механорецепторы и ноцирецепторы*. Первые воспринимают изменения температуры, вторые – прикосновения к коже, ее сдавливание, третьи – болевые раздражения. Эти виды кожной чувствительности в совокупности с проприорецепцией и болевой чувствительностью всего тела могут быть объединены в *соматовисцеральную чувствительность*, которая отличается от описанных выше признаков (зрение, слух, обоняние, вкус). Рецепторы соматовисцеральной чувствительности разбросаны по всему телу и не образуют обособленных органов чувств. Афферентные нервные волокна, по которым распространяются импульсы от указанных рецепторов, являются дендритами чувствительных клеток, залегающих в спинно-мозговых узлах и чувствительных узлах черепных нервов.

Осязание (механорецепция) включает восприятие ощущений давления, прикосновения, вибрации,

щекотки, которые воспринимаются лишь в определенных осязательных точках кожи. В среднем на 1 см^2 кожи приходится около 170 чувствительных нервных окончаний. Наибольшая плотность осязательных точек в коже губ и подушечках пальцев, наименьшая – на спине, плечах, бедрах. В коже человека преобладают рецепторы прикосновения. По-видимому, каждый отдельный рецептор воспринимает определенное осязательное ощущение, но при воздействии на кожу различных механических стимулов одновременно реагирует несколько типов рецепторов. Терморецепторы воспринимают соответствующие раздражения, причем различные точки кожи воспринимают тепло или холод, последние преобладают. Наиболее чувствительна к температурным раздражителям кожа лица, на 1 см^2 которой приходится от 16 до 19 холодовых точек, в то время как вся кожа лица воспринимает тепло. На 1 см^2 кожи кисти приходится 1 – 5 холодовых точек и лишь 0,4 – 0,5 тепловых. Количество болевых точек кожи значительно больше, чем тактильных (примерно в 9 раз) и температурных (примерно в 10 раз). Болевые ощущения воспринимаются ноцирецепторами. Время реагирования кожи различно для разных ощущений: 0,9 с для боли; 0,12 с для осязания; 0,16 с для температурных. Особенно развита чувствительность кисти и пальцев; так, кожа пальца способна воспринять вибрацию с амплитудой 0,02 мкм.

➲ Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Назовите общую модель строения сенсорной системы.
2. Что мы ощущаем?
3. Перечислите и охарактеризуйте органы чувств.
4. Назовите оболочки глазного яблока. Расскажите их строение.
5. Назовите анатомические структуры, относящиеся к прозрачным средам глаза. Какова функция каждой из них?

6. Перечислите вспомогательные органы глаза.

7. Нарисуйте схему проводящего пути зрительного анализатора.

8. Перечислите отделы органа слуха и равновесия.

9. Перечислите анатомические образования, выделяемые в перепончатом лабиринте внутреннего уха.

10. Как построены анатомические образования вестибулярного аппарата внутреннего уха (пятна и гребешки), трансформирующие энергию движения тела (головы) в нервный импульс?

11. Какими видами клеток представлен слуховой (кортиев) орган? Как они располагаются друг относительно друга?

12. Опишите проводящие пути и центры анализаторов слуха и равновесия.

13. Укажите, какое место в слизистой оболочке полости носа занимает обонятельная область.

14. Назовите виды эпителиальных клеток слизистой оболочки в обонятельной области, назовите назначение клетки каждого вида.

15. Назовите извилины головного мозга, к которым направляются нервные импульсы от органа обоняния.

16. Перечислите клетки, образующие вкусовую луковицу.

17. Где находится корковый центр вкуса?

18. Перечислите клеточные слои эпидермиса кожи.

19. Благодаря каким структурам дермы образуются на поверхности кожи гребешки и бороздки, формирующие индивидуальный рисунок, имеющий значение в криминалистике?

20. Перечислите, какие виды волос выделяют на теле человека. Приведите примеры.

21. Укажите, какие изменения в структуре волос приводят к тому, что волосы седеют.

22. Какие типы рецепторов кожи вы знаете?

ЭНДОКРИННЫЙ АППАРАТ

Эндокринология (*греч.* endon – внутри, krino – выделяю, logos – слово, учение) это наука о железах внутренней секреции. Эндокринные железы не имеют выводных протоков и выделяют вырабатываемые ими гормоны (*греч.* hormao – побуждаю, привожу в движение) или инкреты непосредственно в кровь или лимфу.

Выделяемые гормоны отличаются от других биологически активных веществ рядом свойств:

1. Действие гормонов носит дистантный характер – иными словами, органы, на которые гормоны действуют, расположены далеко от железы.

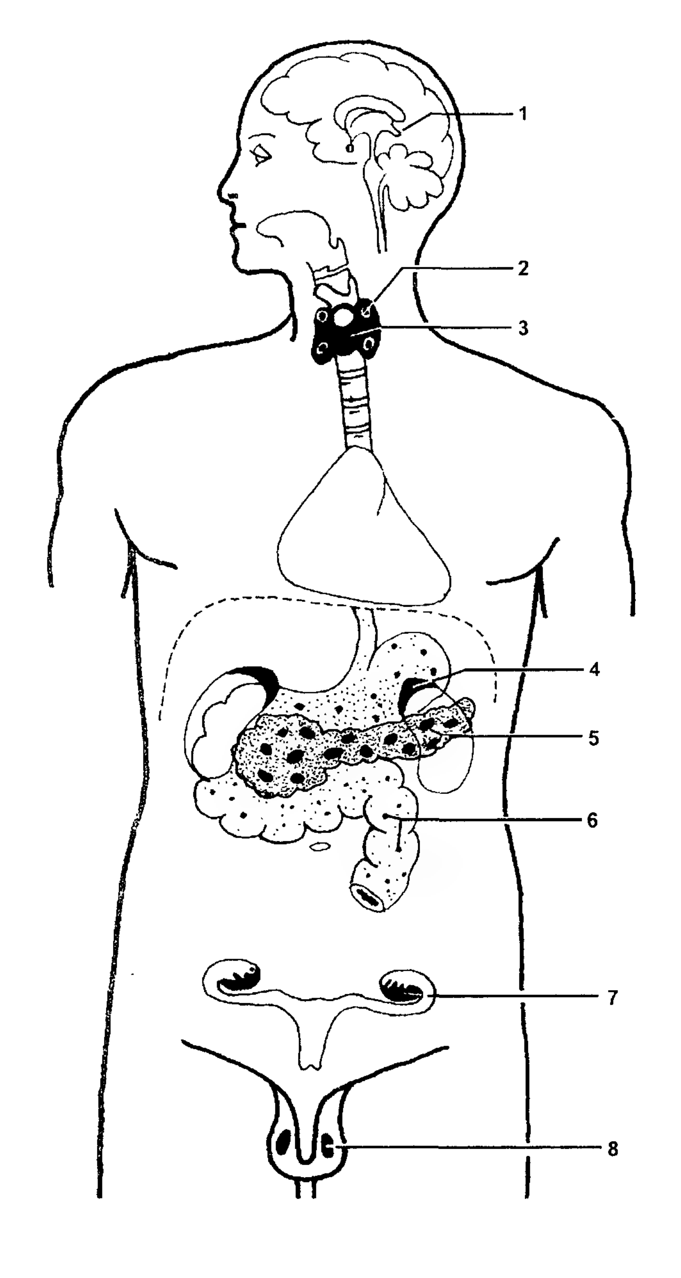
2. Действие гормонов строго специфично. Некоторые гормоны действуют лишь на определенные клетки-мишени, другие – на множество различных клеток.

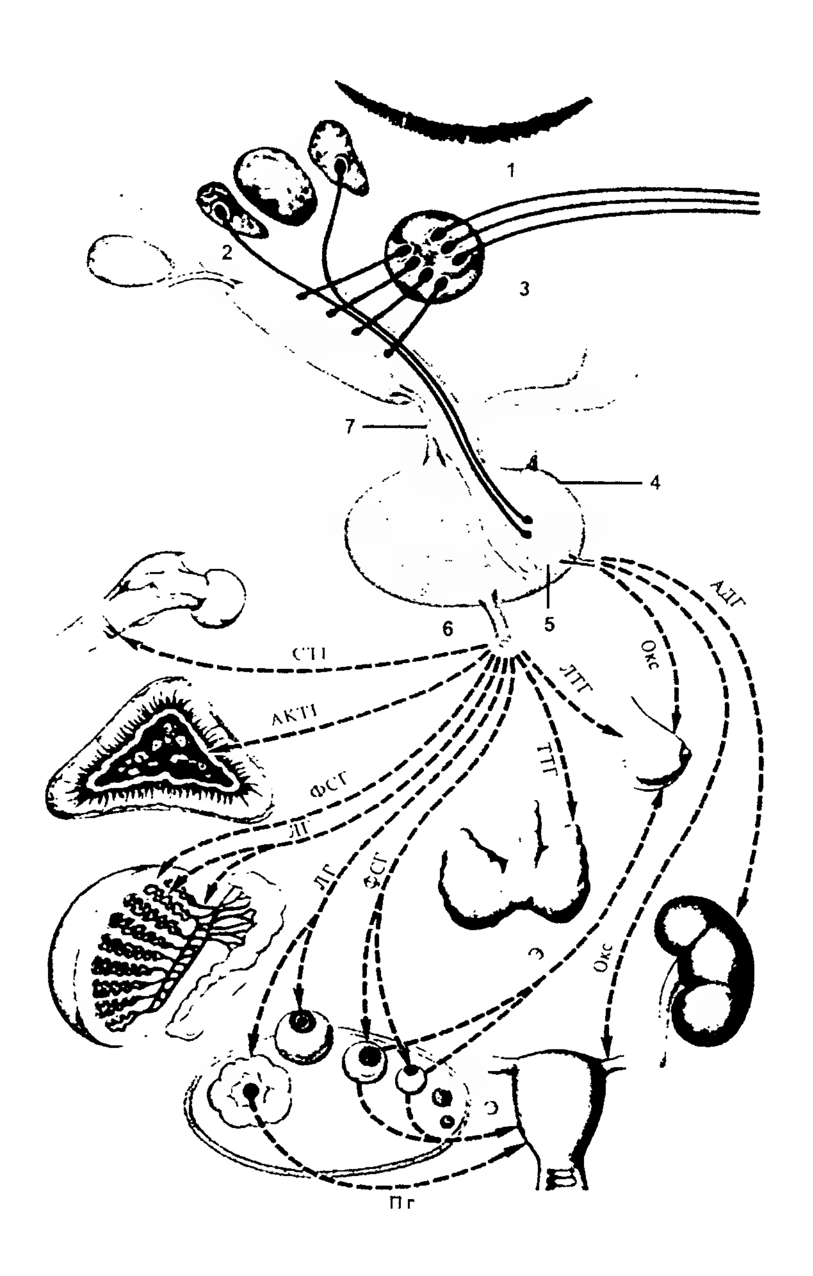
3. Гормоны обладают высокой биологической активностью.

4. Гормоны действуют только на живые клетки. Гормоны участвуют в регуляции гомеостаза (постоянства внутренней среды), в обмене веществ, влияют на рост, дифференцировку, размножение; обеспечивают ответную реакцию организма на изменения внешней среды. Эндокринные железы анатомически и топографически разобщены (рис. 240).

В настоящее время принято деление эндокринных желез на *зависимые* и *не зависимые от передней доли гипофиза*. К первым относятся щитовидная железа, надпочечник (корковое вещество) и половые железы. Взаимоотношения между передней долей гипофиза и зависящими от нее железами строятся по типу прямых и обратных связей. Тропные (*греч.* tropos – направление) гормоны передней доли гипофиза активируют

Рис. 240. *Эндокринные железы:*
1 – гипофиз; 2 – паращитовидные железы; 3 – щитовидная железа; 4 – надпочечники; 5 – эндокринная часть поджелудочной железы; 6 – эндокринные клетки желудочно-кишечного тракта; 7 – яичник; 8 – яичко


1
2
3
4
5
6
7
8


1
2
3
7
4
5
6
СТГ
АКТГ
ФСГ
ЛГ
ЛТГ
ТТГ
Окс
АДГ
ЛГ
ФСГ
Э
Окс
Э
Пг

деятельность указанных желез, а их гормоны, в свою очередь, воздействуют на нее, угнетая образование и выделение соответствующего гормона. Прочие железы (паращитовидная, эпифиз, панкреатические островки, мозговое вещество надпочечников, параганглии) не подчинены непосредственному влиянию передней доли гипофиза.

Гормоны являются носителями информации, которая воспринимается специфическими рецепторами клеток-мишеней. Многие биохимические реакции могут протекать только в присутствии гормонов. Они контролируют жизнедеятельность организма, все функции клеток, активность генов. Регулируя активность ферментов, гормоны влияют на метаболизм. *Все многообразие действия гормонов можно свести к трем важнейшим функциям: обеспечение роста и развития организма, обеспечение адаптации организма к постоянно меняющимся условиям внешней среды, обеспечение гомеостаза.*

В организме человека имеются три сложные системы управления функциями: нервная, гуморальная и

Рис. 241. *Схема взаимовлияний органов гипоталамо-гипофизарной системы:*
1 – гипоталамус (темным цветом выделены ядра); 2 – первичная капиллярная сеть; 3 – таламус; 4 – задняя доля гипофиза; 5 – промежуточная (средняя) доля гипофиза; 6 – передняя доля гипофиза со вторичной капиллярной сетью; 7 – портальная (воротная) вена гипофиза. Гормоны гипофиза и направление их действия: АДГ – стимулирует реабсорбцию воды из первичной мочи в почках (уменьшает диурез) и одновременно повышает артериальное давление крови; Окс – вызывает сокращение матки и отдачу молока молочными железами; ЛТГ – активирует выработку молока в молочных железах; ТТГ – активирует продукцию и секрецию тиреоидного гормона щитовидной железой; ФСГ – активирует рост фолликулов в яичниках и выработку ими эстрогенов, стимулирует сперматогенез в семенниках; ЛГ – стимулирует овуляцию, образование желтого тела и продукцию в нем прогестерона, стимулирует продукцию тестостерона в семенниках; АКТГ – стимулирует функцию клеток пучковой и сетчатой зон коры надпочечников; СТГ – стимулирует рост организма в целом и его отдельных органов (в том числе рост скелета); Э – установление половых циклов; Пг – влияет на преобразование эндометрия в лютеиновой фазе менструального цикла (по Б. В. Алешину, по В. Г. Елисееву и др., с изменениями)

эндокринная, которые тесно связаны между собой и осуществляют единую нейрогуморально-гормональную регуляцию. Центральная нервная система, в том числе ее высший отдел – кора головного мозга, регулирует функции желез внутренней секреции. Это осуществляется как путем непосредственной иннервации желез, так и благодаря регуляции гипоталамусом деятельности гипофиза.

Гипоталамус является высшим центром регуляции эндокринных функций, он объединяет нервные и эндокринные регуляторные механизмы в общую нейроэндокринную систему, координирует нервные и гормональные механизмы регуляции функций внутренних органов (рис. 241). В гипоталамусе имеются нейроны обычного типа и нейросекреторные клетки. И те и другие вырабатывают белковые секреты и медиаторы, однако в нейросекреторных клетках синтез белка преобладает, а нейросекрет выделяется в лимфу и кровь. Эти клетки трансформируют нервный импульс в нейрогормональный. *Гипоталамус образует с гипофизом единый функциональный комплекс, в котором первый играет регулирующую, а второй эффекторную роль.* Гипоталамус выделяет две группы веществ, которые воздействуют на клетки передней доли гипофиза: рилизинг-факторы, или либерины, стимулирующие синтез и выделение ими гормонов (кортиколиберин, люлиберин, соматолиберин, тиреолиберин и фоллиберин), статины тормозят синтез и выделение гормонов (дофамин и соматостатин). Гипофиз отвечает на поступающие в него из гипоталамуса сигналы выработкой своих тропных гормонов, которые направляются к периферическим эндокринным железам. Кроме того, супраоптическое и паравентрикулярное ядра гипоталамуса вырабатывают вазопрессин и окситоцин, которые по разветвлениям аксонов нейросекреторных клеток поступают в заднюю долю гипофиза, откуда разносятся кровью. В табл. 43 приведены сведения об эндокринных железах и их гормонах.

Таблица 43

Эндокринные железы и их гормоны

Железы внутренней секреции	Название гормонов, состав	Характер действия
1	2	3
Гипофиз а) передняя доля	Соматотропный, СТГ (регулируется соматостатином и соматолиберином)	Рост костей, мышц, органов. Анаболическое действие. Увеличение относительного содержания в организме белка и воды, снижение жиров
	Лактотропный, пролактин, ЛТГ	Пролиферация роста молочных желез и секреции молока
	Тиреотропный, ТТГ (регулируется тиреолиберином)	Стимуляция выработки тироксина щитовидной железой
	Меланостимулирующий, МСГ	Синтез меланина, распределение гранул пигмента, пигментация кожи
	Фолликулостимулирующий, ФСГ (регулируется фоллиберином)	У женщин: стимуляция роста фолликулов, секреции эстрогенов и овуляции. У мужчин: опосредованная стимуляция сперматогенеза, стимуляция развития семявыносящих канальцев
	Лютеинезирующий, ЛГ (регулируется люлиберином)	У женщин: стимуляция овуляции, образование желтого тела. Развитие и созревание половых клеток, секреция половых гормонов
	Гормон, стимулирующий интерстициальные эндокриноциты	У мужчин: стимуляция синтеза и выделения тестостерона
	Адренокортикотропный, АКТГ (регулируется кортиколиберином)	Регуляция образования и секреции гликокортикоидов коры надпочечников, мобилизация жира из жировой ткани
б) задняя доля	Окситоцин	Сокращение матки. Сокращение миоэпителиальных клеток ацинусов молочных желез, выделение молока; усиление тонуса гладких мышц желудочно-кишечного тракта
	Антидиуретический (АДГ), вазопрессин	Реабсорбция воды в почечных канальцах (антидиуретическое действие). Сосудосуживающее действие (повышение кровяного давления)

Продолжение таблицы 43

1	2	3
Щитовидная	Тироксин (тетрайодтиронин, трийодтиронин) (регулируется ТТГ)	Обеспечение роста, умственного и физического развития; стимуляция энергетического обмена, синтеза белка и окислительного катаболизма жиров и углеводов, поглощения кислорода и метаболизма всех клеток; повышение чувствительности клеток к катехоламинам; активация натриевого насоса
	Тиреокальцитонин	Регуляция метаболизма кальция и фосфора, снижение уровня кальция в крови
Паращитовидная	Паратгормон	Регуляция метаболизма кальция и фосфора, повышение уровня кальция в крови
Поджелудочная	Инсулин	Регуляция обмена углеводов, белков, жиров, снижение уровня сахара в крови
	Глюкагон	Стимуляция распада гликогена, повышение уровня сахара в крови
	Соматостатин	Регуляция выделения инсулина и глюкагона клетками островков поджелудочной железы; торможение двигательной активности и секреции двенадцатиперстной кишки
Надпочечники		
а) корковый слой	Гидрокортизон (кортизол) (регулируется АКТГ)	Регуляция обмена углеводов, белков, жиров, катаболическое действие, противовоспалительное действие, повышение устойчивости к инфекции
	Альдостерон	Регуляция минерального обмена и водно-солевого равновесия, увеличение активного транспорта натрия через клеточные мембраны, повышение реабсорбции натрия и воды в канальцах нефрона. Аналогичное влияние на клетки потовых, слюнных и кишечных желез. Участие в адаптации организма к повышенной температуре окружающей среды
	Андрогены	См.: гормоны половых желез

Окончание таблицы 43

1	2	3
б) мозговой слой (не зависит от гипофиза)	Адреналин и норадреналин (катехоламины)	Симпатическая стимуляция. Увеличение частоты силы сердечных сокращений и кровотока в мышцах, мозге, миокарде. Увеличение вентиляции легких, доставки кислорода к мышцам, сердцу и мозгу. Повышение содержания глюкозы и жирных кислот в крови
Яичники	Эстрадиол, эстрон (регулируется ФСГ)	Половая дифференцировка у эмбриона, развитие половых органов, вторичных половых признаков, половое поведение. Обеспечение пролиферативной фазы эпителия слизистой оболочки матки. Анаболическое действие
	Прогестерон (регулируется ЛГ)	Подготовка слизистой оболочки матки к имплантации зародыша. Нормальное протекание беременности. Катаболический эффект
Семенники (яички)	Тестостерон (регулируется ЛГ)	Половая дифференцировка у эмбриона, развитие половых органов, вторичных половых признаков, половое поведение. Анаболическое действие
Эпифиз	Мелатонин	Выработка и концентрация пигмента в пигментных клетках, влияние на репродуктивную функцию
	Серотонин	Регуляция двигательной активности желудочно-кишечного тракта, выделение слизи. Серотонинергические нейроны головного мозга участвуют в регуляции поведения, сна, терморегуляции

ГИПОФИЗ

Гипофиз является важнейшей железой внутренней секреции, которая регулирует деятельность целого ряда эндокринных желез. Он расположен в гипофизарной ямке турецкого седла клиновидной кости. Воронка соединяет гипофиз с гипоталамусом. Масса гипофиза у мужчин 0,5 – 0,6 г, у женщин 0,6 – 0,7 г. Будучи анатомически единым, гипофиз делится на две доли, имеющие различное происхождение: передняя доля (аденогипофиз), которая крупнее (70 – 80% всей массы), и задняя доля (нейрогипофиз).

Передняя доля образована эпителиальными перекладинами, между ними располагаются тонкие соединительнотканные прослойки, в которых лежат синусоидные капилляры. Задняя доля образована мелкими многоотростчатыми клетками питуицитами и аксонами клеток ядер гипоталамуса, которые вырабатывают гормоны вазопрессин и окситоцин. По этим аксонам гормоны транспортируются в заднюю долю гипофиза, откуда разносятся кровью.

Секреция гормонов гипофизозависимых желез регулируется по принципу обратной связи: при снижении концентрации определенного гормона в крови соответствующие клетки гипоталамуса вырабатывают либерин, который поступает по разветвлениям аксонов в переднюю долю гипофиза. В ответ на это клетки передней доли гипофиза выделяют тропный гормон, стимулирующий образование гормона клетками конкретной железы. И наоборот, повышение содержания гормона в крови является сигналом для клеток гипоталамуса прекратить выработку либерина, клетки гипофиза отвечают на это замедлением секреции и освобождением тропного гормона, что приводит к подавлению секреции гормона эндокринной железой. Иными словами, *уровень гормона в крови регулируется по принципу обратной связи.*

ЩИТОВИДНАЯ ЖЕЛЕЗА

Щитовидная железа расположена на шее впереди гортани и верхнего отдела трахеи. В ней различают две доли и перешеек. Масса железы взрослого человека составляет 20 – 30 г, в старческом возрасте меньше. Железа покрыта снаружи фиброзной капсулой, от которой внутрь железы отходят перегородки трабекулы, которые, разветвляясь, разделяют ее на дольки. Паренхима железы состоит из пузырьков-*фолликулов*, являющихся основными структурными и функциональными единицами. Стенка фолликула образована одним слоем тироцитов, лежащих на базальной мембране. Форма тироцита зависит от его функционального состояния: чем клетка выше, тем активнее в ней происходят синтетические процессы. В полости фолликула содержится густой вязкий коллоид щитовидной железы. Тироциты вырабатывают белковый компонент тиреоглобулина, кроме того, они захватывают йод. Йодирование молекул происходит в полости фолликула, в коллоиде. Под влиянием тиреотропного гормона передней доли гипофиза усиливается синтез гормона, поглощение клетками йода и йодирование, а также расщепление тиреоглобулина. Коллоид захватывается псевдоподиями тироцитов, поступает из фолликула в клетку, подвергается воздействию лизосомальных ферментов, в результате чего освобождаются три- и тетрайодтиронин, которые проходят через тироциты и поступают в капилляры.

В стенках фолликулов наряду с тироцитами между ними в базальной мембране имеются более крупные, светлые *околофолликулярные клетки* (их верхушка не достигает просвета фолликула), продуцирующие гормон *тиреокальцитонин*, участвующий в регуляции обмена кальция и фосфора. Этот гормон является антагонистом гормона паращитовидной железы. Он тормозит всасывание кальция из костей и уменьшает содержание кальция в крови.

НАДПОЧЕЧНИК

Надпочечники располагаются забрюшинно в толще околопочечного жирового тела на уровне XI – XII грудных позвонков, причем правый несколько выше левого. Масса одного надпочечника взрослого человека около 8 – 13 г. Беременность вызывает некоторое увеличение массы желез.

Будучи анатомически единым, надпочечник, по существу, состоит из двух желез, представленных корковым и мозговым веществами.

В **корковом веществе** различают три зоны: клубочковую (наружную), пучковую (среднюю) и сетчатую (на границе с мозговым слоем). Указанные зоны достаточно четко отделены друг от друга анатомически и, по современным воззрениям, вырабатывают различные гормоны: *клубочковая* – минералокортикоиды (альдостерон), *пучковая* – глюкокортикоиды (гидрокортизон, кортизон и кортикостерон), *сетчатая* – андрогены, эстрогены и прогестерон (последние в небольшом количестве). Передняя доля гипофиза регулирует глюкокортикоидную и андрогенную функции (АКТГ).

Мозговое вещество продуцирует небольшое количество адреналина и норадреналина, и лишь при воздействии на организм сильных раздражителей секреция резко усиливается.

ПАРАЩИТОВИДНЫЕ ЖЕЛЕЗЫ

Две пары мелких желез располагаются на задней поверхности долей щитовидной железы. Железы образованы паратироцитами, которые продуцируют белковый паратиреоидный гормон, регулирующий уровень кальция и опосредованно фосфора в крови, тем самым оказывая влияние на возбудимость нервной и мышечной систем. После удаления паращитовидных желез уровень кальция в крови снижается, а фосфора повышается. Гормон действует на кости, вызывая усиление

функции остеокластов, которые производят деминерализацию костной ткани, выделение Ca^{2+} в кровь, тем самым поддерживается определенный уровень Ca^{2+} в крови. Избыток фосфора, также выделяющийся при этом из кости, удаляется почками. Вместе с тем гормон способствует уменьшению выделения кальция почками и увеличению его всасывания в кишечнике. Антагонистом паратиреоидного гормона является тиреокальцитонин, вырабатываемый околофолликулярными клетками щитовидной железы. Секреция обоих гормонов контролируется уровнем кальция в крови. Его снижение приводит к возбуждению секреции паратиреоидного гормона и соответственно к выделению кальция в кровь. Повышенный уровень кальция приводит к активизации околофолликулярных клеток щитовидной железы, они выделяют тиреокальцитонин, который усиливает фиксацию кальция, тем самым понижая его уровень.

ПАНКРЕАТИЧЕСКИЕ ОСТРОВКИ

Поджелудочная железа состоит из экзокринной и эндокринной частей. Экзокринная часть описана в разделе «Органы пищеварения». Эндокринная часть образована группами панкреатических островков (островки Лангерганса), которые сформированы клеточными скоплениями, богатыми капиллярами. Общее количество островков колеблется в пределах 1 – 2 млн, а диаметр каждого 100 – 300 мкм. Клетки островков содержат множество покрытых мембраной гранул. Преобладают b-клетки (60 – 80%), которые секретируют инсулин; наряду с ними имеются a-клетки (10 – 30%), вырабатывающие глюкагон; D-клетки (около 10%), которые синтезируют соматостатин. Последний угнетает выработку гипофизом гормона роста и синтез ферментов клетками экзокринной части поджелудочной железы, а также выделение инсулина и глюкагона b- и a-клетками. Открытие инсулина **Ф. Бантингом и Ч. Бестом** (1922) спасло миллионы жизней больных сахарным диабетом.

За это открытие оба ученых были удостоены Нобелевской премии. Инсулин оказывает многостороннее влияние на организм, главным является снижение содержания сахара в крови. При повышении концентрации сахара в крови секреция инсулина b-клетками усиливается, и количество сахара уменьшается: это является стимулом для a-клеток, в которых активируется синтез глюкагона. Последний способствует распаду гликогена в печеночных клетках и выходу сахара в кровь.

ШИШКОВИДНОЕ ТЕЛО

Эпифиз располагается в бороздке между верхними холмиками четверохолмия и прикреплен поводками к обоим зрительным буграм. Эпифиз округлой формы, масса его у взрослого человека не превышает 0,2 г.

Эпифиз покрыт снаружи соединительнотканной капсулой, от которой внутрь железы отходят соединительнотканные трабекулы, разделяющие ее на дольки, состоящие из клеток двух типов: железистых пинеалоцитов и глиальных. Функция пинеалоцитов имеет четкий суточный ритм: ночью синтезируется мелатонин, днем – серотонин. Этот ритм связан с освещенностью, при этом свет вызывает угнетение синтеза мелатонина. Воздействие осуществляется при участии гипоталамуса. В настоящее время считают, что эпифиз регулирует функцию половых желез, в первую очередь половое созревание, а также выполняет роль «биологических часов», которые регулируют циркадианные ритмы.

ДИФФУЗНАЯ НЕЙРОЭНДОКРИННАЯ СИСТЕМА (APUD-СИСТЕМА)

В организме человека имеются клетки, продуцирующие вещества, обладающие гормональным действием. Эти клетки разбросаны в организме в виде клеточных групп или отдельных клеток. Все они объединены в APUD-систему, к которой относятся парафолликулярные

клетки щитовидной железы, клетки мозгового вещества надпочечников, нейросекреторные клетки гипоталамуса, пинеалоциты эпифиза, паратиреоциты околощитовидных желез, эндокриноциты передней доли гипофиза, плаценты, поджелудочной железы, желудочно-кишечного тракта. APUD-система дополняет и связывает между собой нервную и эндокринную системы, осуществляя весьма чувствительный контроль гомеостаза.

ГОМЕОСТАЗ

Гомеостаз (*греч.* homoios – такой же, сходный, stasis – стабильность, равновесие) – это совокупность скоординированных реакций, обеспечивающих поддержание или восстановление постоянства внутренней среды организма. В середине XIX в. французский физиолог **Клод Бернар** ввел понятие о внутренней среде, которую рассматривал как совокупность жидкостей организма. Это понятие расширил американский физиолог **Уолтер Кэннон**, который подразумевал под внутренней средой всю совокупность жидкостей (кровь, лимфа, тканевая жидкость), которые участвуют в обмене веществ и поддержании гомеостаза.

Организм человека приспосабливается к постоянно меняющимся условиям внешней среды, однако при этом внутренняя среда остается постоянной и ее показатели колеблются в очень узких границах. Поэтому человек может жить в различных условиях окружающей среды. Некоторые физиологические параметры регулируются особенно тщательно и тонко, например температура тела, артериальное давление, содержание глюкозы, газов, солей, ионов кальция в крови, кислотно-щелочное равновесие, объем крови, ее осмотическое давление, аппетит и многие другие. Регуляция осуществляется по принципу отрицательной обратной связи между рецепторами, улавливающими изменения указанных показателей и управляющих системами. Так, уменьшение одного из параметров улавливается

соответствующим рецептором, от которого импульсы направляются в ту или иную структуру мозга, по команде которого вегетативная нервная система включает сложные механизмы выравнивания наступивших изменений.

Мозг использует для поддержания гомеостаза две основные системы: вегетативную и эндокринную. Напомним, что главная функция вегетативной нервной системы – это сохранение постоянства внутренней среды организма, которое осуществляется благодаря изменению активности симпатической и парасимпатической частей вегетативной нервной системы. Последняя, в свою очередь, контролируется гипоталамусом, а гипоталамус – корой головного мозга. Эндокринная система регулирует функцию всех органов и систем посредством своих гормонов. Причем сама эндокринная система находится под контролем гипоталамуса и гипофиза.

➲ Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Перечислите основные эндокринные железы.
2. Охарактеризуйте гормоны и перечислите их основные функции.
3. Приведите классификацию желез внутренней секреции, на чем она основана.
4. Расскажите о строении и функциях гипоталамо-гипофизарной системы.
5. Назовите доли гипофиза, вырабатываемые в них гормоны и расскажите об их функциях.
6. Расскажите о строении щитовидной железы и функциях ее гормонов.
7. Из каких желез состоят надпочечники? Расскажите об их гормонах.
8. Опишите панкреатические островки и их гормоны.
9. Расскажите о строении и функциях эпифиза. Почему эпифиз называют третьим глазом?
10. Как поддерживается постоянство внутренней среды организма?

ГЕНЕТИКА

Генетика (*греч.* genetikos – относящийся к рождению, происхождению) выделяется среди биологических дисциплин, так как по существу является точной наукой, тогда как большинство других проявляют в основном описательную направленность. Однако некоторая расчетная предсказуемость является далеко не единственной особенностью этой относительно молодой, но бурно развивающейся областью естествознания. Известную сложность также представляют специфические термины, образующие в совокупности целый язык, причем, не изучив этих терминов, совершенно невозможно ориентироваться в потоке нужной информации. По этой причине мы по возможности будем вносить ясность в специальные определения.

Наука генетика изучает две основные проблемы – наследственность и изменчивость, она пытается объяснить механизмы передачи признаков от родителей к их детям, а также сходство и различия между родственными организмами. *Наследственность* – это свойственная всем организмам способность передавать свои признаки потомству, что приводит к биологическому сходству между родителями и их потомством, а также обеспечивать возможность индивидуального развития сообразно с постоянно меняющимися условиями среды. *Изменчивость* же, напротив, представляет собой способность организмов приобретать различного рода изменения.

На первый взгляд эти два универсальных свойства живых организмов абсолютно противоречат друг другу, однако на самом деле они состоят в диалектическом взаимоотношении. Прежде всего наследственность представляет собой передачу потомству уже имеющихся биологических признаков. Понятно, что для того, чтобы эти признаки передавать, их сначала необходимо приобрести. Согласно эволюционному учению все имеющиеся признаки у любого организма не присутствовали

изначально, а появились путем мутационного преобразования других признаков, имевшихся ранее у предковых форм. Следовательно, наследственность зависит от изменчивости. Точно так же имеет место и обратная зависимость, поскольку изменчивость представляет собой объективно существующее свойство организма, которое (как и все другие свойства организма) передается по наследству. По мнению **М.Е. Лобашева**, важно не путать понятия «наследственность» и «наследование», при этом *наследование* следует понимать не как всеобщее свойство живых организмов, а лишь как процесс передачи наследственной информации потомству.

Универсальным материальным субстратом наследственности и изменчивости является нуклеиновая кислота (более подробно о нуклеиновых кислотах рассказано в разделе, посвященном химической организации клетки). Для клеточных организмов это всегда ДНК, для вирусов, наряду с ДНК, эту роль может выполнять и РНК. Нуклеиновые кислоты очень удобны в качестве носителя информации – несмотря на свои колоссальные (в масштабе клетки) размеры (напомним, что, если вытянуть всю ДНК, содержащуюся в ядре одной клетки человека, получится нить почти двухметровой длины), они устроены относительно несложно, а отсутствие боковых ответвлений упрощает линейную запись наследственной генетической информации. Сами носители информации не участвуют непосредственно ни в одном из процессов жизнедеятельности клетки – их роль ограничивается лишь сохранением генетической матрицы и передачей ее при каждом делении ядра дочерним клеткам – одинаково поровну при митозе и комбинативно изменившись при мейозе. Реализация же информации осуществляется молекулами-посредниками, роль которых выполняет РНК. Каждая из этих молекул представляет собой комплементарную копию определенного участка молекулы ДНК, который принято называть геном.

В современной трактовке *ген* (*греч.* genos – происхождение) это основная единица наследственного

материала, занимающая в хромосоме строго определенное место. *Ген – это определенная последовательность ДНК или РНК, которая отвечает за образование единичной полипептидной цепи. Иными словами, ген несет информацию.* В биологической литературе часто используется термин *цистрон, который можно считать функциональным эквивалентом гена.* Цистрон – это фрагмент нуклеиновой кислоты (ДНК или РНК-цепи), который кодирует аминокислотный состав и последовательность аминокислот одной полипептидной цепи в процессе синтеза белков. При этом следует помнить, что существует немало сложных белков, которые имеют в функциональном состоянии четвертичную структуру и состоят из двух и более цепей. Для синтеза каждой из таких цепей необходим отдельный ген. И уже от белков зависит жизнедеятельность клетки. Функции белков очень разнообразны, более подробно об этом говорится в разделе, посвященном химической организации клетки. Кроме того, белки-ферменты также регулируют репликацию ДНК, т. е. обеспечивают воспроизводство генетического материала.

Таким образом, носители генетической информации – молекулы ДНК – управляют процессами жизнедеятельности клетки опосредованно – с помощью огромного количества белков, каждый из которых специализируется на выполнении определенной функции. Генетическая сущность ДНК состоит в том, что на их молекулах в линейном порядке записана (закодирована) информация о последовательности аминокислот для каждой белковой молекулы организма. При этом генетическая гетерогенность (неодинаковость) организмов обусловливается именно различиями в строении белков. Имеется взаимозависимость двух систем – системы нуклеиновых кислот и системы белков. При этом нуклеиновые кислоты управляют биосинтезом белков, определяя последовательность аминокислот в их сложнейших молекулах, но сами способны реплицироваться только при участии особых белков-ферментов. Также

и белки: организуя и управляя сложным процессом репликации ДНК, они всецело зависят от самой ДНК, поскольку именно она определяет их строение. Такое диалектическое взаимодействие двух систем показывает очевидную неубедительность распространенной гипотезы о якобы спонтанном зарождении жизни на планете Земля. Допуская теоретическую возможность независимого синтеза отдельно нуклеиновой кислоты и отдельно несложного белка, трудно представить себе при этом, каким образом появились между ними столь тонкие взаимосвязи, поскольку без них сам факт случайного синтеза ДНК и белка теряет всякий смысл: без надежного способа воспроизводства эти молекулы со временем неизбежно разрушатся.

Генетический материал прокариот имеет лишь один уровень защиты – двухцепочечную организацию ДНК, в которой антипараллельные цепи комплементарно соответствуют друг другу. Защита при этом состоит в том, что в случае повреждения одного из нуклеотидов имеется возможность его восстановить комплементарно имеющемуся нуклеотиду из соседней цепи.

Защитные механизмы эукариот разнообразнее и совершеннее. Молекулы ДНК у них представляют собой не замкнутое кольцо, как у прокариот, а вместе с белками-гистонами формируют линейные хромосомы. При этом нить ДНК сложным образом компактизирована, а организация ДНК и гистонов в нуклеосомы представляет собой новый уровень защиты. Разделение генома на несколько частей – хромосом – дает эукариотам очевидные преимущества: повреждение одной из них остается локализованным, тогда как у имеющих всего одну кольцевую хромосому прокариот любое повреждение затрагивает весь геном в целом. Следующими уровнями защиты является нуклеоплазма и двойная оболочка ядра, защищающая весь генетический материал (более подробно об устройстве хромосом рассказано в разделе, посвященном строению ядра).

На первый взгляд многоуровневая система защиты генетического материала у эукариот может показаться

неоправданно усложненной, что вступает в противоречие с основным принципом устройства живых организмов – все должно быть максимально просто, насколько это возможно в данной ситуации. В таком свете организация нуклеоида прокариот (аналога ядра эукариот) может показаться более выгодной. Веским доказательством этому может служить тот факт, что бактерии и другие организмы, не имеющие ядра, превосходно себя чувствуют в самых разнообразных экологических нишах и являются по существу вездесущими. Они заселяют Землю уже более трех миллиардов лет, пережили все катастрофы биологического периода, в ходе которых радикально менялись экосистемы и сообщества организмов, несмотря ни на что, они выжили и нет никаких видимых причин, которые заставили бы их исчезнуть. Почему же тогда возникли эукариоты с их ядерным аппаратом? Безусловно, для такого усложнения должны быть действительно веские причины. Попытаемся в них разобраться.

Согласно представлениям эволюционной теории, жизнь на Земле возникла примерно 3,5 млрд. лет назад. Мало сомнений в том, что первыми организмами были примитивные одноклеточные прокариоты. Важным событием в истории живой природы стало появление автотрофного питания. Дальнейшая эволюция безъядерных автотрофов и гетеротрофов пошла по-разному. Фототрофные организмы получили возможность получать все необходимые им органические вещества в прямом смысле «не сходя с места». Постепенно у них совершенствовался механизм фотосинтеза. После фототрофных бактерий, обладающих лишь фотосистемой I, появились цианобактерии (сине-зеленые водоросли), у которых, наряду с этой фотосистемой, уже согласованно функционировала фотосистема II. Легко предположить, что в таких выгодных условиях фототрофные прокариоты не слишком нуждались в изменении своего строения. И действительно, многие современные безъядерные прокариоты мало отличаются от своих ископаемых предшественников.

Жизнь гетеротрофных прокариот была куда сложнее. Как и положено всем гетеротрофам, синтезировать органические вещества из неорганических они не могли и, для того чтобы выжить, были вынуждены активно искать себе пищу. Прежде всего для этого была жизненно необходима высокая мобильность, что и нашло отражение в появлении структур движения. Другим важным фактором был размер клетки. Нетрудно понять, что большие клетки имели несомненное преимущество, поскольку размеры позволяли им, наряду с другими источниками пищи, употреблять и своих менее расторопных мелких соседей. Однако увеличение размеров гетеротрофных прокариот не могло идти бесконечно. Со временем излишне большие размеры вступили в неразрешимое противоречие с реальными возможностями живой системы, поскольку примитивно устроенный генетический аппарат не позволял эффективно управлять жизнедеятельностью слишком крупной клетки. Высокий уровень мутационных процессов делал систему нестабильной, тем более что для прокариот свойственно наличие одной очень крупной кольцевой молекулы ДНК, – это приводит к тому, что любое генетическое изменение будет передаваться обеим дочерним клеткам. Все это неминуемо губительно сказывалось на клетке в целом. Вполне возможно, что именно эти причины обусловили необходимость появления качественно более высокого уровня организации генетического аппарата, который обеспечил бы стабильность носителю наследственной информации. В таком случае появление ядерных организмов с их сложной многоуровневой защитой генетического материала становится понятным и оправданным.

Как уже упоминалось, у всех организмов элементарными единицами наследственности являются гены, несущие информацию о строении полипептидной цепи какого-либо белка, и в этом значении ген эквивалентен цистрону. Однако чаще понятие «ген» трактуют более широко и обозначают как носителя какого-либо признака. В связи с этим необходимо внести ясность. *Признак* представляет собой любую дискретную (*лат.* discretus – прерывистый, состоящий из отдельных частей)

характеристику организма – морфологическую, физиологическую, биохимическую, этологическую и т.д. Например, признаками являются цвет волос и глаз, группа крови и резус-фактор, личностные качества: темперамент, характер, способности и др. Каждый из этих (и многих тысяч других) признаков можно рассматривать и изучать отдельно от других, считая их самостоятельными. Но следует помнить, что для возникновения любого из них необходима совместная и строго согласованная деятельность не одного, а **многих** генов. В частности, молекула гемоглобина содержит разные типы полипептидных цепей (тяжелые и легкие), и для каждой из них необходим свой ген. Поэтому в строгом смысле понятия «ген» и «признак» не являются синонимами, хотя их по традиции взаимозаменяют. Это делается, главным образом, для облегчения восприятия материала, по этой причине и мы будем употреблять понятие ген как носитель какого-либо признака.

Каждый признак, как правило, находится в нескольких состояниях. Например, цвет глаз может быть голубым или карим, разнообразна окраска волос или степень пигментации кожи, люди имеют неодинаковый рост и пропорции, различаются эмоционально. Следовательно, признак может иметь альтернативное (неодинаковое, противоположное) проявление. В генетике каждый тип реализации одного и того же признака называется *аллелем* (*греч.* allelon – друг друга, взаимно), а гены, которые определяют развитие признаков, имеющих альтернативное проявление, называются *аллельными* или *аллеломорфными*. Такое разнообразие в проявлении одних и тех же признаков возникло из-за мутаций (качественных изменений) генов. Каждый из аллелей (аллеломорфов), согласно хромосомной теории наследственности, располагается в хромосоме, занимая определенный ее участок – *локус* (*лат.* locus – место). Несмотря на то что у многих генов может быть большое количество аллелей, их присутствие в генетическом аппарате всегда строго определено. Каждый набор хромосом содержит один полный «комплект» генов, отвечающих за развитие всех признаков

организма. При этом в гаплоидном (*греч.* haploos – одиночный, eidos – вид) состоянии всегда имеется лишь один аллель гена каждого признака, в диплоидном (*греч.* diploos – двойной, eidos – вид) – два, также и в полиплоидном (*греч.* poly – много, многое, haploos – одиночный, eidos – вид) состоянии количество аллелей соответствует числу наборов хромосом. Аллели в диплоидном или полиплоидном ядре могут быть одинаковыми или разными. Если они одинаковые, то такое состояние называется *гомозиготным* (*греч.* homos – равный, одинаковый, zygotos – сопряженный), если разные – *гетерозиготным* (*греч.* heterozygos – лишившийся пары).

Диплоидные наборы хромосом свойственны соматическим клеткам большинства эукариот. Появление диплоидности связано с половым размножением, общий смысл которого состоит в том, что новый организм получает одинаковое количество генетического материала от каждого из родителей. При этом происходит комбинация генов и появляющиеся каждый раз новые сочетания признаков делают популяции значительно более гетерогенными, чем при бесполом размножении, что, в свою очередь, в значительной степени ускоряет эволюционный процесс (с точки зрения теории эволюции).

В процессе полового размножения образуются особые клетки – гаметы (у животных в результате мейоза, а у растений в результате митоза), содержащие по одному набору хромосом. В результате оплодотворения происходит восстановление диплоидного набора. При этом хромосомы, имеющие одинаковую форму и размеры, а также идентичную локализацию в них генов, контролирующие одни и те же признаки, можно условно разделить на пары, в каждой из которых одна хромосома получена от матери, а вторая от отца. Хромосомы каждой пары называются *гомологичными*. Число этих пар соответствует числу хромосом в гаплоидном наборе.

Если гены в хромосоме определяют развитие половых признаков, то их называют *половыми* хромосомами, все остальные хромосомы называются *аутосомами*. Набор хромосом клетки, который характеризуется

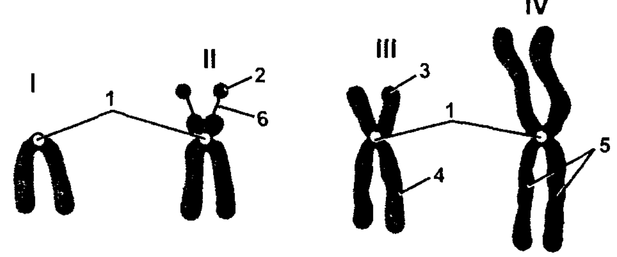


Рис. 242. *Формы хромосом:*
I – телоцентрическая; II – акроцентрическая; III – субметацентрическая; IV – метацентрическая; 1 – центромера; 2 – спутник (сателлит); 3 – короткое плечо; 4 – длинное плечо; 5 – хроматиды; 6 – вторичная перетяжка

их числом, размерами, формой (рис. 242) и особенностями строения, называется *кариотипом*. Представление набора хромосом на диаграмме также называется кариотипом (см. рис. 24). Кариотип определяют путем микроскопического изучения клетки во время ее митотического деления в метафазе. Кариотипы разных организмов различаются между собой, что может быть важным при определении видов-двойников (рис. 243).

Совокупность всех генов, содержащихся в гаплоидном наборе хромосом, называется *геномом* (*англ.* genome, *греч.* genos – происхождение). Если же наборов хромосом два и больше, то тогда совокупность всех генов называют *генотипом* (*греч.* genos – происхождение). Часто под генотипом подразумевают аллельную пару рассматриваемого гена. При этом обычно проявляется действие только одного аллеля. Тот аллель, который проявляется в фенотипе как при гомозиготном, так и при гетерозиготном генотипе, называется *доминантным* (*лат.* dominans, dominantis – господствующий). Напротив, *рецессивный* (*лат.* recessus – отступление) аллель проявляется в фенотипе только в том случае, если генотип гомозиготный (табл. 44).

Совокупность всех проявленных признаков организма, которые сформировались в процессе его индивидуального развития, называется *фенотипом* (*греч.* phaino – являю). Элементарная единица фенотипа

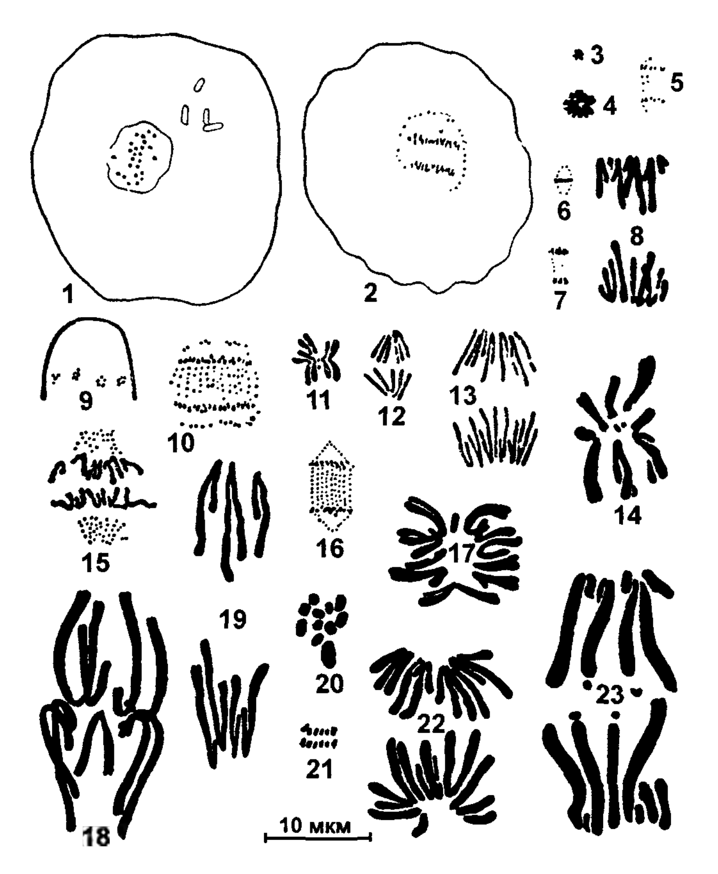


Рис. 243. *Хромосомы разных видов растений и животных, изображенные в одном масштабе:*
1 – 2 – амеба; 3 – 4 – диатомовые водоросли; 5 – 8, 18 – 19 – зеленые водоросли; 9 – мухомор; 10 – липа; 11 – 12 – дрозофила; 13 – семга; 14 – скерда (семейство сложноцветные); 15 – растение из семейства арендных; 16 – бабочка-хохлатка; 17 – насекомое из семейства саранчовых; 20 – клоп-водомерка; 21 – цветочный клоп; 22 – земноводное амбистома; 23 – алоэ (семейство лилейные) (по А. А. Слюсареву)

называется *феном*. Каждый из фенов контролируется аллелями одного гена. Фенотип возникает в результате взаимодействия между генотипом и окружающей средой. В зависимости от условий окружающей среды возможна некоторая вариабельность в проявлении одного и того же признака, что связано с адаптацией к этим

Таблица 44

Некоторые доминантные и рецессивные признаки у человека

Доминантные	Рецессивные
Нормальные	
Карие глаза	Голубые глаза
Темные волосы	Светлые волосы
«Монголоидный» разрез глаз	Европеидный разрез глаз
Нос с горбинкой	Прямой нос
Широкая щель между резцами	Узкая щель между резцами или отсутствие ее
Крупные, выступающие вперед зубы	Обычная форма и положение зубов
«Ямочки» на щеках	Отсутствие «ямочек»
Белый локон волос	Равномерная пигментация волос
Наличие веснушек	Отсутствие веснушек
Свободная мочка уха	Приросшая мочка уха
Полные губы	Тонкие губы
Лучшее владение правой рукой	Лучшее владение левой рукой
Положительный резус-фактор	Отрицательный резус-фактор
Ощущение вкуса фенилтиокарбомида (ФТК)	Неспособность ощутить вкус ФТК
Патологические	
Карликовая хондродистрофия	Нормальное развитие скелета
Полидактилия (шестипалость)	Нормальное строение конечностей
Брахидактилия (короткопалость)	Нормальное строение конечностей
Нормальная свертываемость крови	Гемофилия (пониженная свертываемость крови)
Полипоз толстой кишки	Отсутствие полипоза
Нормальное цветоощущение	Дальтонизм (нарушение цветовосприятия)
Наличие пигмента	Альбинизм (отсутствие пигмента)
Нормальное усвоение фенилаланина	Фенилкетонурия
Нормальное усвоение лактозы	Галактоземия
Нормальное усвоение фруктозы	Фруктозурия
Нормальное строение молекулы гемоглобина	Серповидно-клеточная анемия

условиям. Например, у одуванчика в зависимости от температуры воздуха формируется короткий (если холодно) или высокий (если тепло) цветонос. Понятно, что

при отрицательной или чрезмерно высокой температуре цветонос не разовьется вовсе. Поэтому для проявления каждого признака существуют нижний и верхний пределы действия окружающих факторов. В зависимости от интенсивности действия фактора генотип будет обеспечивать строго определенное развитие фенотипа. Все возможное разнообразие сформировавшихся при этом фенотипов – это есть *норма реакции*, которая индивидуальна для каждого организма и зависит от генотипа. Генетический контроль обусловливает границы нормы реакции. Таким образом, *норма реакции – это потенциальная реактивность живой системы, которая осуществляется при ее взаимоотношении с различными факторами внешней и внутренней среды.*

Совокупность генов и их аллелей группы организмов называется *генофондом*. В зависимости от иерархического положения группы выделяют генофонды популяции, вида, экосистемы и, наконец, биосферы.

МЕТОДЫ ОБЩЕЙ ГЕНЕТИКИ

Гибридологический анализ. Представляет собой основной метод исследования наследственности и изменчивости. Он позволяет анализировать наследование отдельных признаков при половом размножении. Этот метод был разработан Г.Менделем, который использовал его в своих, ставших теперь классическими, опытах. Основные положения этого метода состоят в следующем:

1. Производится скрещивание гомозиготных родительских организмов, принадлежащих к одному виду.

2. Скрещиваемые родительские особи должны различаться по исследуемым признакам, наследование которых изучается отдельно от других признаков родителей и их потомства (*гибридов* – *лат.* hibrida – продукт гибридизации).

3. Проведение реципрокного (*лат.* reciprocus – взаимный) скрещивания, при котором различающиеся между собой родительские организмы меняются местами по изучаемым аллелям.

4. Тщательное проведение статистического анализа всех классов расщепления (т.е. проявления в потомстве гибридов особей с различными генотипами и фенотипами) у гибридов первого и последующих поколений.

В настоящее время наряду с классическим гибридологическим методом, предложенным Менделем, используются также и другие. Например, *метод отдаленной гибридизации.* В этом случае родительские формы принадлежат не одному, а разным видам или даже родам. Таким образом, можно получить доказательства происхождения таксонов (*лат.* taxare – оценивать) – систематических групп и определить их систематическую близость. Широко применяются методы гибридизации отдельных соматических клеток растений и животных, что позволяет получить клетки с новыми свойствами. Также производят *гибридизацию молекул ДНК* и *РНК*, *гибридизацию клеток и вирусов* (*трансдукция*), *гибридизацию клеток и отдельных молекул ДНК* (*трансформация*).

Мутационный метод. С помощью этого метода изучают наследование изменений, вызванных мутациями. Используя различные виды мутагенов (т. е. веществ, стимулирующих мутации), можно искусственно индуцировать мутации и затем изучить их с помощью гибридологического метода. Вместе с гибридологическим методом мутационный метод объединяют в **метод генетического анализа.**

Цитологический метод. Используется для исследования клеточных структур, определяющих наследственность.

Математический метод. Является крайне важным для генетики. Его использовал еще Мендель в своих исследованиях. Незаменим при изучении гибридов,

а также при исследовании наследования количественных признаков и изменчивости. С помощью математического метода можно рассчитать возможные результаты эксперимента.

МЕТОДЫ ГЕНЕТИКИ ЧЕЛОВЕКА

К сожалению, применение самых распространенных методов общей генетики, таких как гибридологический или экспериментально-мутационный, невозможно для изучения закономерностей наследственности и изменчивости человека. Действительно, сегодня трудно представить эксперимент, в котором супружеские пары подбирались бы не на основе любви или хотя бы личных симпатий, а по усмотрению генетика (хотя сторонники евгеники наверняка приветствовали бы такой ход событий). Также невозможно сознательно индуцировать у человека мутации, да и вообще проводить с ним какие-либо эксперименты, угрожающие здоровью. По этой причине данные экспериментов, которые ставили над людьми врачи-садисты фашистской Германии и Японии в период Второй мировой войны, не могут быть использованы.

М.Е. Лобашев выделяет следующие методические трудности при изучении наследственности человека: 1) невозможность произвольного скрещивания в эксперименте; 2) позднее наступление половой зрелости; 3) малое число потомков в каждой семье; 4) невозможность уравнивать условия жизни для потомства; 5) отсутствие точной регистрации проявления наследственных признаков в семьях и отсутствие гомозиготных линий; 6) большое число хромосом. Большинство из этих трудностей преодолимы, поскольку человек является одним из наиболее многочисленных обитателей Земли с богатым генофондом, однако для изучения генетики человека все же используются не все, а лишь определенные методы. Наиболее значимыми из них являются следующие.

Генеалогический метод (метод родословных). Был предложен **Ф. Гальтоном** еще в конце девятнадцатого века. Врачи называют этот метод клинико-генеалогическим. По мнению **Н.П. Бочкова** и соавт. (1984) его следует применять в следующих случаях: 1) для установления наследственного характера признака; 2) при определении типа наследования и пенетрантности (частоты проявления аллеля данного гена у родственных организмов) генотипа; 3) при анализе сцепления генов и картирования хромосом; 4) при изучении интенсивности мутационного процесса; 5) при расшифровке механизмов взаимодействия генов; 6) при медико-генетическом консультировании.

Сущность генеалогического (*греч.* genealogia – родословная) метода заключается в анализе наследования и проявления изучаемого признака в ряду поколений, при этом информативность метода возрастает по мере увеличения представленных поколений. Для этого составляют *родословные*, которые представляют собой последовательную графически изложенную совокупность сведений о предках того или иного человека, характеризующих его происхождение. Согласно распространенной системе обозначения субъектов родословных, предложенной еще в 1931 г. **Г. Юстом**, исследуемое лицо, чью родословную составляет генетик, называется *пробандом* (*нем.* proband – исходное лицо в рассматриваемой родословной), его родные братья и сестры – *сибсами*, а двоюродные – *полусибсами* (рис. 244).

Анализ полученной при составлении родословной информации позволяет определить тип наследования интересующего признака или болезни. Доминантный тип определяется легче, поскольку исследуемый признак в этом случае проявляется в каждом поколении. Таким образом, к примеру, наследуется полидактилия (многопалость), брахидактилия (короткопалость, вызванная отсутствием дистальных фаланг), карликовость (аномально низкий рост), глаукома (заболевание, сопровождающееся повышением внутриглазного давления)

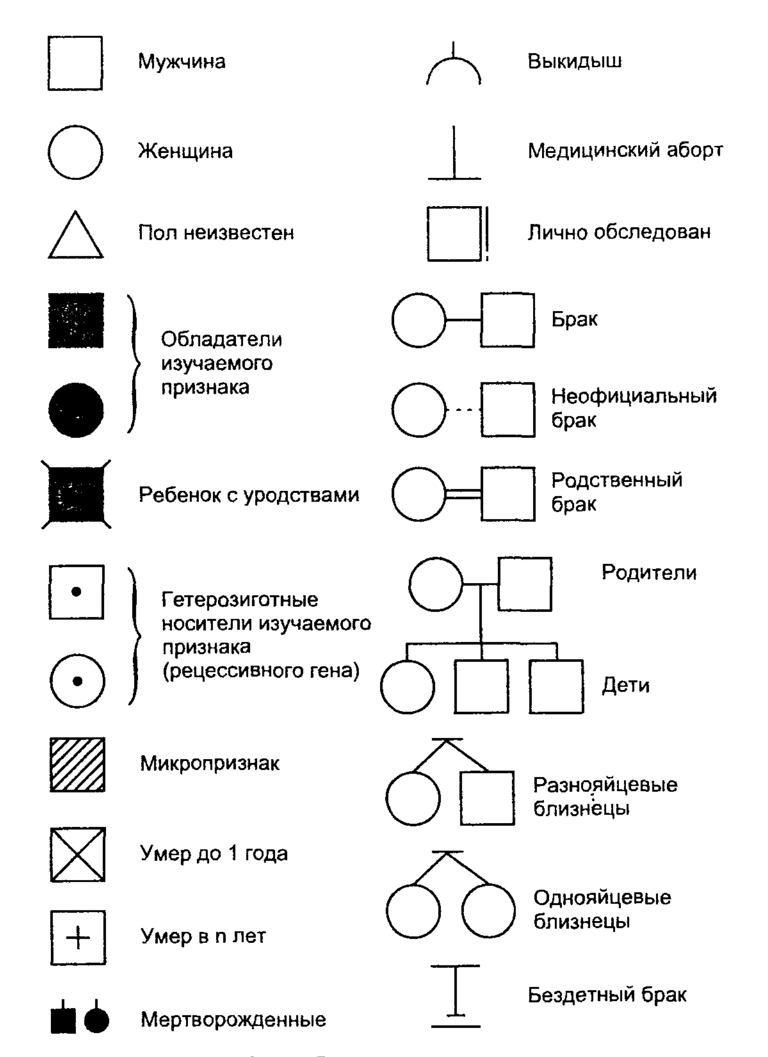


Рис. 244. *Генетическая символика для составления схемы родословной (по А. А. Слюсареву)*

и косоглазие (нарушение параллельности зрительных осей обоих глаз). Труднее определяется наследование признаков при рецессивном типе, поскольку родители пробанда, как правило, здоровы и при небольшой выборке легко спутать вновь возникшую мутацию с имевшейся ранее

в родословной. Однако именно рецессивные аллели определяют развитие подавляющего большинства генетических заболеваний, особенно наиболее опасных. Это объясняется тем, что мутация, вызывающая тяжелое генетическое заболевание, наследуемое по доминантному типу, обычно сама себя уничтожает, так как носитель такого измененного гена нежизнеспособен при любом генотипе. Рецессивное же состояние оказывается более выгодным, так как позволяет мутировавшему гену сохраняться в гетерозиготном состоянии. Чем более малочисленна и изолированна популяция, тем больше в ее генофонде таких аллелей. Установлено, что рецессивный тип наследования характерен для гидроцефалии (заболевание, которое характеризуется аномальным увеличением количества спинно-мозговой жидкости внутри желудочков мозга и в подоболочечных пространствах), серповидно-клеточной анемии (заболевание, при котором эритроциты приобретают серповидную форму) и для большинства болезней обмена веществ.

Генеалогический метод позволяет выяснить: сколько генов вызывают проявление признака или болезни (*моногенность* – один ген или *полигенность* – несколько генов изучаемого признака), а также в каких хромосомах локализованы эти гены – в аутосомах или половых хромосомах. При аутосомном типе наследования признак одинаково часто проявляется как у мужчин, так и у женщин. Тогда как при сцепленном с полом наследовании (если ген, определяющий признак, локализован в половой хромосоме) признак обычно проявляется у мужчин. Это связано с тем, что соответствующие гены обычно локализуются в Х-хромосоме. Поскольку они, как правило, находятся в рецессивном состоянии, то женщины – носительницы гена в подавляющем большинстве находятся в гетерозиготном состоянии и соответственно не болеют. У мужчин Х-хромосома одна и находящиеся в ней аллели в любом случае проявляются в фенотипе. Безусловно, существует очень малая вероятность, что в гомозиготном состоянии окажется женский генотип (если ребенок получит от больного

отца и гетерозиготной здоровой матери рецессивные аллели), тогда этот признак проявится и у девочки. В Х-хромосоме находятся гены, отвечающие за развитие таких заболеваний, как гемофилия и дальтонизм.

С помощью генеалогического метода легко доказать опасность близкородственных браков. Теоретические основы этого заключаются в следующем. Близкородственное скрещивание – *инбридинг* – всегда ведет к повышению гомозиготности. Соответственно, чем ближе люди состоят в родстве, тем больше у них одинаковых аллелей, в том числе и патогенных (т. е. вызывающих развитие какого-либо заболевания). Как мы уже говорили, *генетические заболевания чаще всего определяются рецессивными аллелями*. Это объясняет, почему у физически совершенно здоровых родителей, однако состоящих между собой в кровном родстве, рождаются слабые и больные дети, – аллели, которые были у родителей в гетерозиготном состоянии и не вызвали заболевания, оказались у детей в гомозиготном состоянии, что и вызвало развитие болезни. Поэтому консультация у генетика может быть весьма полезной при планировании семьи.

Главным недостатком генеалогического метода является то, что не всегда возможно составить подробную родословную с достоверными сведениями по исследуемому признаку. В настоящее время семьи редко включают в себя членов более чем двух-трех поколений, в результате чего люди, как правило, не знают большинства своих родственников, тем более не владеют информацией об их заболеваниях (исключение составляют народы Кавказа, где высока вертикальная структура семьи и родственники хорошо знают друг друга). Однако с ростом уровня медицины и в связи с подробной архивацией документированных сведений о заболеваниях этот недостаток постепенно утратит свою актуальность.

Близнецовый метод. Основоположником этого метода также является Ф. Гальтон, который предложил его в конце девятнадцатого века. С его помощью можно сопоставить значимость генотипа и внешних факторов в проявлении признака. Метод основан на изучении

генетических закономерностей у разных групп близнецов. Еще Ф. Гальтон разделил близнецов на *однояйцевые* (*монозиготные*) и *двуяйцевые* (*дизиготные*). Известный отечественный генетик **С. Г. Инге-Вечтомов** выделяет следующие положения близнецового метода:

1. Однояйцевые близнецы имеют идентичные генотипы, а разнояйцевые – различные генотипы.

2. Среда, в которой развиваются близнецы и под действием которой проявляются различия признаков и однояйцевых близнецов, может быть одинаковой и неодинаковой для одной и той же пары близнецов.

3. Все свойства организма определяются взаимодействием только двух факторов: генотипа и среды.

Близнецами называют потомство, появившееся в результате одних родов. Однако если строго придерживаться такой трактовки, то близнецами можно будет назвать всех родившихся детенышей в течение одних родов, в том числе и у многоплодных животных. Между тем большинство исследователей относят к близнецам только потомство одноплодных млекопитающих, в том числе и человека. Обычно женщина рождает одного ребенка, поскольку чаще всего происходит овуляция лишь одной яйцеклетки. Гораздо реже одновременно овулируют две и еще реже большее количество яйцеклеток. Если затем происходит оплодотворение этих яйцеклеток, то впоследствии рождаются близнецы. Они могут быть разного пола и иметь сходство между собой не больше чем обычные братья и сестры. Это двуяйцевые, или дизиготные, близнецы, поскольку они развиваются из разных зигот. Значительно реже (15% всех многоплодных родов) на свет появляются однояйцевые (монозиготные) близнецы. Они происходят из одной зиготы, а потому обладают идентичными генотипами, из-за чего всегда имеют одинаковый пол и проявляют удивительное сходство признаков. По существу, однояйцевые близнецы представляют собой пример естественного клонирования человека, поскольку на ранних этапах дробления одной зиготы происходит обособление двух и более эмбрионов (рис. 245).

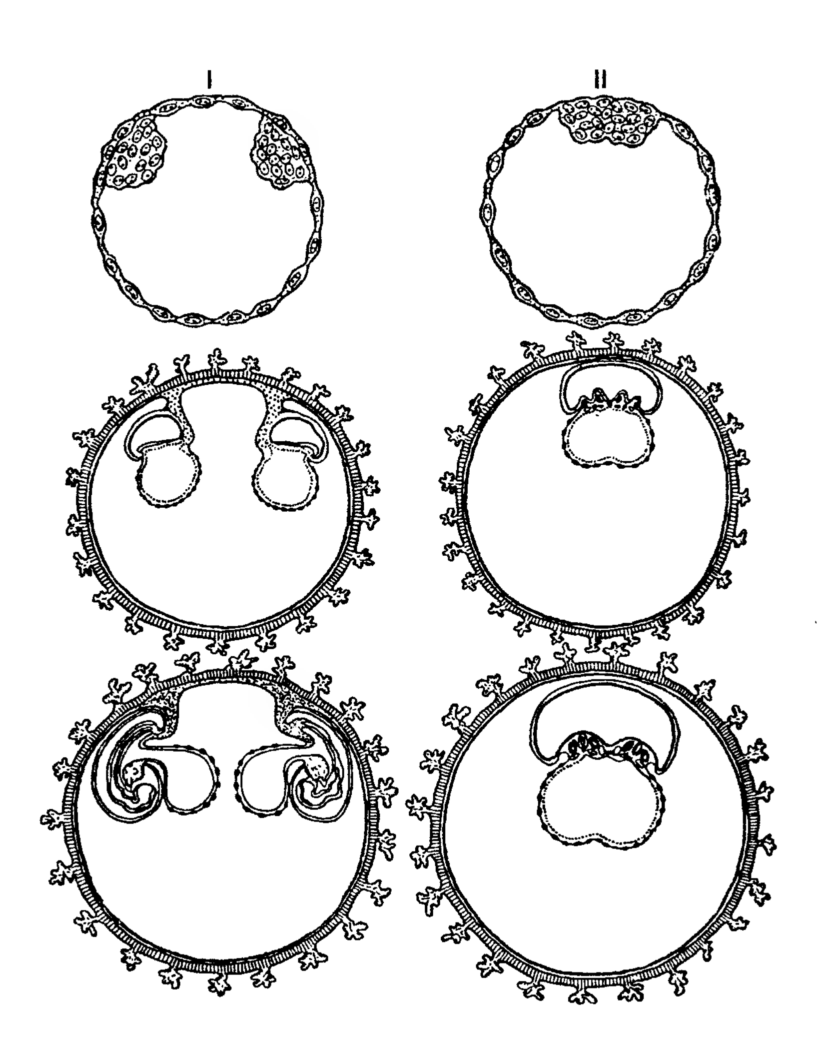


Рис. 245. *Возможный характер отношений однояйцевых близнецов в одном бластодермическом пузырьке:*
I – внутренняя клеточная масса, рано разделившаяся полностью на две части; такое состояние, по-видимому, приводит к образованию двух совершенно нормальных близнецов; II – внутренняя клеточная масса с несколько замедленным развитием, разделившаяся неполностью; такое состояние, по-видимому, приводит к образованию сросшихся близнецов (по М. Е. Лобашеву)

Каждый из них в дальнейшем развивается самостоятельно, и в итоге рождаются братья или сестры с абсолютно одинаковыми генотипами. Таким образом, сам Творец, облегчая задачу генетикам, ставит «генетический эксперимент», поскольку в будущем, как бы ни были они близки, окружающие условия и действующие факторы для каждого из близнецов будут различаться. Соответственно эти различия найдут свое отражение в фенотипе. Сравнивая впоследствии однояйцевых и разнояйцевых близнецов, определяют частоты их сходства (*конкордантность – лат.* concordare – согласоваться) и различия (*дискордантность – лат.* discordare – не соответствовать). При этом сопоставляют: 1) монозиготных близнецов с дизиготными; 2) членов монозиготных пар между собой; 3) данные анализа близнецов и популяции в целом. Таким образом можно определить наследственную предрасположенность в проявлении многих признаков и заболеваний и степень воздействия на проявление этих признаков факторов внешней среды (табл. 45).

Статистические исследования показывают, что частота появления близнецов составляет 1 – 0,8% (т.е. один случай из 80 – 100 родов). В подавляющем большинстве рождаются двойни, тройни рождаются один раз на 6 – 8 тыс. родов. Одномоментное рождение четырех и более близнецов – явление крайне редкое. Рассчитано, что пятеро появляются один раз на 54 700 816 родов, а шестеро – один раз на 4 млрд. 712 млн. Следует отметить, что плоды, одновременно развивающиеся в одной матке, гораздо менее жизнеспособны, чем при одноплодной беременности. Такие роды гораздо чаще обычных протекают с осложнениями. Этим объясняется тот факт, что рождается гораздо меньшее количество близнецов, чем зачинается. До взрослого состояния их доживает еще меньше, особенно если речь идет о более чем трех близнецах.

На появление близнецов оказывают воздействие климатические факторы – в умеренном климате многоплодные роды случаются чаще, чем в жарком. Шанс родить близнецов выше у женщины, которая уже ранее их производила.

Таблица 45

Конкордантность некоторых признаков человека у однояйцевых близнецов и разнояйцевых близнецов
(по С. М. Гершензону, с дополнениями)

Признаки	Конкордантность, %	
	Однояйцевые близнецы	Разнояйцевые близнецы
Нормальные признаки		
Группа крови (АВО)	100	64
Форма бровей	100	51
Цвет глаз	99,5	28
Цвет волос	97	23
Папиллярные линии кистей рук	92	40
Патологическое состояние		
Косолапость	23	2
Грыжа спинного мозга	77	33
Синдром Дауна	89	7
Рахит	88	22
Паралитический полиомиелит	36	6
Корь	95	87
Скарлатина	84	47
Дифтерит	50	38
Рак	16	14
Эпилепсия	67	3
Слабоумие	91	53
Шизофрения	80	13
Маниакально-депрессивный психоз	77	19
Гипертония	26,2	10
Ревматизм	20,3	6,1
Врожденный вывих бедра	41	3
Туберкулез	37	15
Эпидемический паротит	82	74
«Заячья губа»	33	5
Бронхиальная астма	19	4,8

Цитогенетический метод. Общие принципы метода сформировались в 20 – 30-х годах XX века. Метод основан на изучении кариотипа человека в норме и при патологии. При этом используют методы дифференциальной окраски хромосом (т. е. разные участки хромосом приобретают различную окраску – рис. 246), гибридизации соматических клеток, культуры тканей in vitro

(т. е. выращивание тканей вне организма на питательной среде). Цитогенетический метод позволяет диагностировать генетические заболевания, связанные с нарушением строения и числа хромосом, а также помогает определить локализацию генов в хромосомах. Открытие в 1949 г. **М. Барром** и **Ч. Бертрамом** полового хроматина (тельца Барра) позволило определять генетический пол человека по его хромосомам (рис. 247, 248) и выявлять связанные с этим хромосомные аномалии (более подробно о половом хроматине говорится в главе «Кариотип»).

Популяционный метод. Этот метод позволяет проследить распространенность генов, отдельных аллелей и мутаций в различных более или менее изолированных популяциях. Некоторые гены и аллели распространены во всех популяциях (например, ген дальтонизма; аллели, определяющие группу крови и др.), тогда как другие привязаны к определенным районам (ген серповидно-клеточной анемии в странах Африки и Средиземноморья). При использовании популяционного метода необходимо использовать обширный статистический материал. Решающее значение для объективности этого метода имеет правильная математическая обработка полученных данных. Чаще всего при этом основываются на законе Харди–Вайнберга, согласно которому частоты генотипов в поколениях остаются неизменными, если на их сочетание не воздействуют посторонние факторы (мутации, отбор, дрейф генов и др.).

Показательно выглядит информация о распространенности различных групп крови, полученная с помощью популяционного метода. Выяснилось, что в разных географических зонах имеет место значительная гомогенность определенных аллелей, контролирующих этот признак. В частности, у индейцев Центральной и Южной Америки наиболее распространена группа **О** (причем у бразильского племени бороро частота этой группы вообще составляет 100%), тогда как более половины эскимосов (53,8%) имеют группу **А**. Наибольшая концентрация носителей группы **В** обнаруживается в Индии и в Китае. Считается, что на этот признак

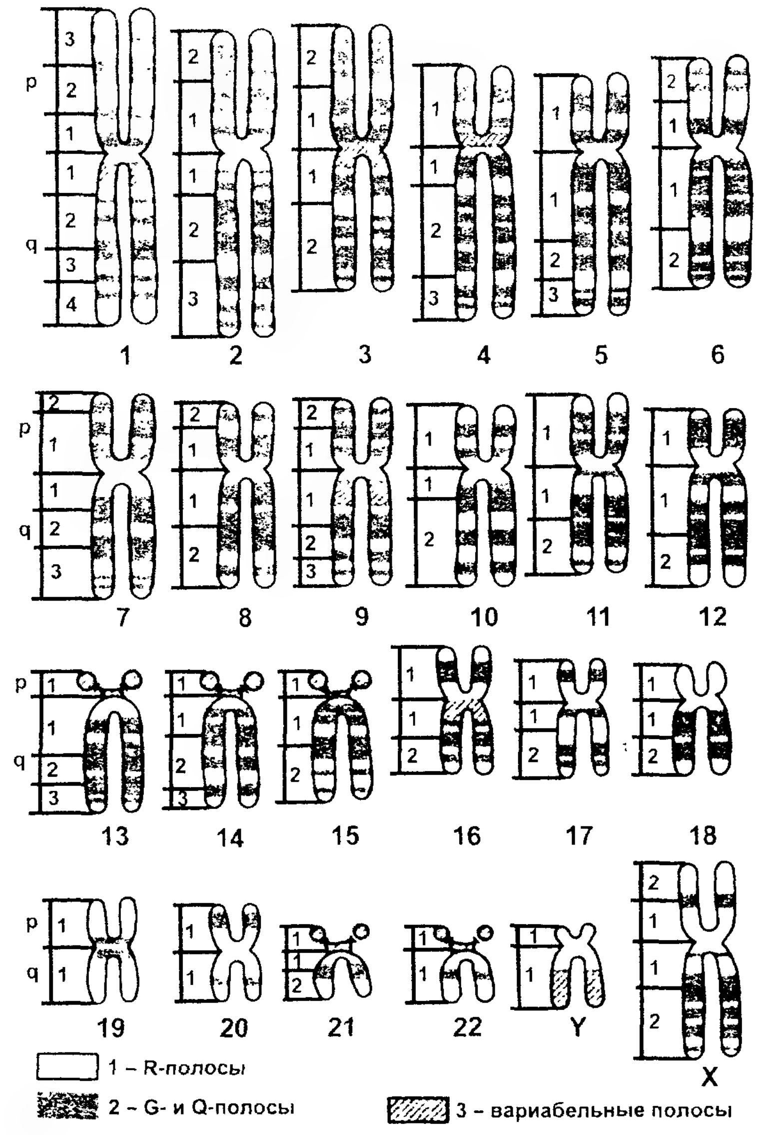


Рис. 246. *Идиограмма кариотипа человека, получаемая с применением метода дифференциальной окраски:*
p и q – плечи хромосом; цифры около хромосом (1 – 4) – участки плеч; R, G, Q – полосы, наблюдаемые при окраске различными способами (по С. Г. Инге-Вечтомову)

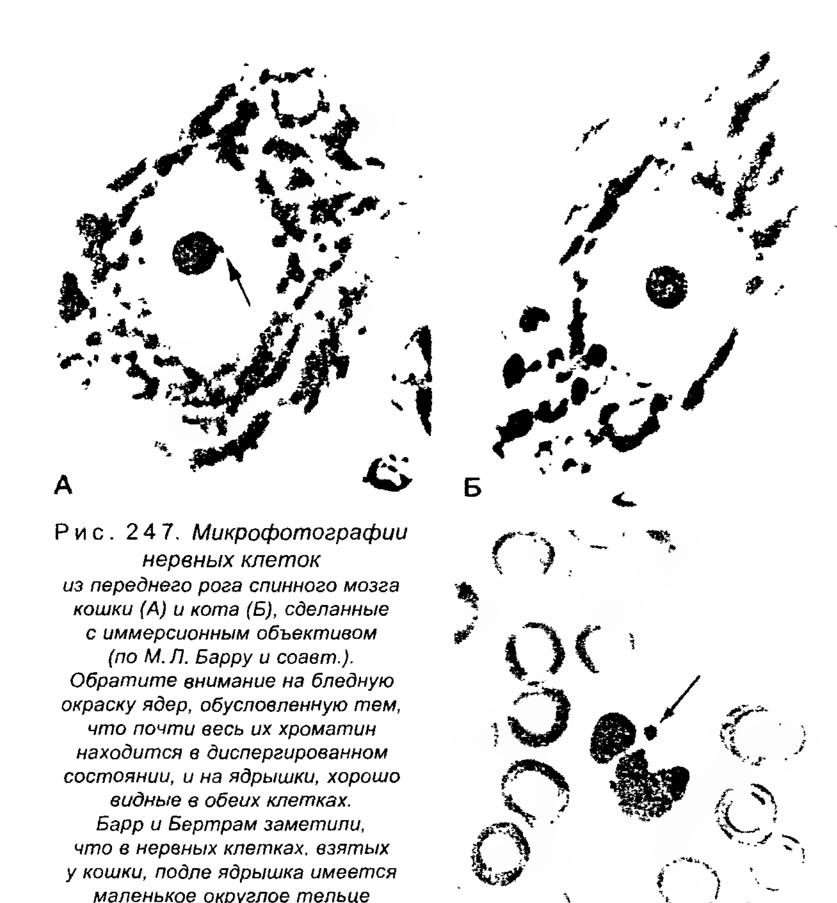


Рис. 247. *Микрофотографии нервных клеток из переднего рога спинного мозга кошки (А) и кота (Б), сделанные с иммерсионным объективом (по М. Л. Барру и соавт.). Обратите внимание на бледную окраску ядер, обусловленную тем, что почти весь их хроматин находится в диспергированном состоянии, и на ядрышки, хорошо видные в обеих клетках. Барр и Бертрам заметили, что в нервных клетках, взятых у кошки, подле ядрышка имеется маленькое округлое тельце (у кончика стрелки). В ядрах же нервных клеток, взятых у кота, это тельце отсутствует*

Рис. 248. *Микрофотография мазка крови женщины; × 1750. (по В. М. Дэвидсону и соавт.) В нейтрофиле в центре снимка показан характерный придаток типа «барабанной палочки» (стрелка)*

оказали существенное воздействие эпидемии смертельных болезней, бушевавших в средние века. Например, по своим антигенным свойствам возбудитель чумы наиболее опасен для людей, имеющих группу **О (I)**, а к вирусу оспы наименее устойчивы носители группы **А (II)**.

В определенных условиях полезными для популяции могут быть даже измененные гены, аллели которых вызывают тяжелые болезни. Одним из наиболее ярких подтверждений этого служит ген серповидно-клеточной анемии. При этом заболевании нарушается строение молекулы гемоглобина, что приводит к ранней смерти. Однако такой исход неминуем только для гомозигот. У гетерозигот заболевание в полной мере не развивается и носители этого рецессивного аллеля остаются живыми. Более того, они оказываются маловосприимчивыми к возбудителю малярии. Причина этого состоит в особой серповидной форме эритроцитов таких людей, благодаря чему в них невозможно развитие (прохождение стадии шизогонии) малярийного плазмодия (более подробно о малярийном плазмодии и вызываемом им заболевании рассказано в разделе, посвященном кровяным споровикам) (рис. 249).

Онтогенетический метод. Поскольку определенные генетические заболевания развиваются только в определенном возрасте, возникает необходимость изучить фенотипические проявления в течение индивидуального развития человека. С помощью этого метода определяется присутствие рецессивных аллелей у гетерозигот.

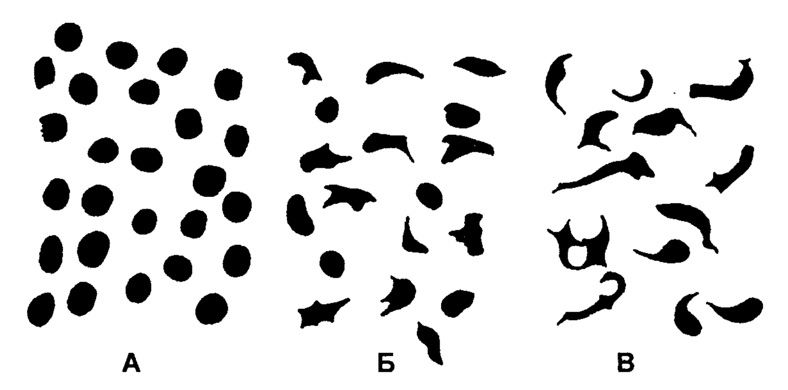


Рис. 249. *Форма различных типов эритроцитов у человека: А – нормальные эритроциты у нормальных гомозигот; Б – серповидные клетки (часть) у гетерозиготы; В – серповидные клетки у мутантных гомозигот, больных серповидно-клеточной анемией (по А. А. Слюсареву)*

Метод важен для диагностики рецессивных аллелей у родственников больного и прогнозирования вероятности заболевания детей в смешанных браках.

Метод моделирования. Общий смысл этого метода выражает закон гомологических рядов наследственной изменчивости, сформулированный великим отечественным генетиком **Н.И. Вавиловым.** Согласно этому закону, виды и роды генетически близких организмов в одинаковых условиях демонстрируют изменение признаков в сходном направлении. Зная ряды измененных признаков у одного вида, можно предвидеть такие же изменения у другого вида. Как мы уже говорили, любые подозрительные эксперименты над человеком официально запрещены. Однако эксперименты широко проводятся над животными, и, наблюдая за происходящими у них изменениями интересующего признака, можно предугадать соответствующие изменения у человека, в случае, если бы он оказался в подобной ситуации. Это необходимо, главным образом, для изучения патогенеза заболеваний человека.

НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ АЛЛЕЛЬНЫХ ГЕНОВ

Напомним, что гены, расположенные в одинаковых локусах гомологичных хромосом, которые определяют проявление одного и того же признака, составляют аллеломорфную пару и называются аллельными. Различные состояния гена, при которых признак выражается по-разному, называются аллелями. Важно помнить, что общее количество возможных аллелей далеко не всегда ограничивается одной парой, нередко имеет место *множественный аллелизм*. При этом **в диплоидной клетке одновременно могут присутствовать только два аллеля гена**, один из которых получен от отца, а другой от матери. Если аллели одинаковые, то генотип считается гомозиготным, если разные – то гетерозиготным (понятия «гомозиготность» и «гетерозиготность» были предложены **В. Бэтсоном** в 1902 г.).

Гаметы содержат гаплоидный набор хромосом, соответственно они несут только по одному аллелю каждого гена (*правило чистоты гамет*, также сформулированное В. Бэтсоном). В зависимости от количества признаков в гетерозиготном состоянии число различных типов образующихся гамет выражается формулой 2^n, где n – число признаков у гетерозиготной особи.

Взаимодействие аллелей одного гена осуществляется по *принципу доминирования* (т.е. преобладания действия определенного аллеля в аллеломорфной паре), который может выражаться тремя способами: полное доминирование, неполное доминирование и кодоминирование.

При *полном доминировании* в фенотипе гетерозигот проявляется только один аллель из аллеломорфной пары. Такой аллель называют *доминантным* и обозначают заглавной буквой, например **А**. Другой аллель может проявиться в фенотипе лишь при гомозиготном генотипе. Этот аллель называется *рецессивным* и обозначается строчной буквой, например **а** (понятия «доминантный» и «рецессивный» были предложены Менделем). Соответственно гомозиготный генотип обозначается **АА** или **аа**, а гетерозиготный – **Аа**. В качестве примера можно привести наследование окраски семян гороха. При этом желтая окраска является доминантной, и при наличии такого аллеля семена оказываются желтыми как у гомозигот, так и у гетерозигот. Тогда как зеленая окраска возможна лишь у гомозигот.

При *неполном доминировании* самостоятельное выражение аллеля возможно только у гомозигот. В этом случае выделить доминантные и рецессивные аллели сложнее, поскольку у гетерозигот проявляются оба аллеля. В результате признак приобретает промежуточное состояние между двумя аллелями (рис. 250). Например, если в гомозиготном состоянии один аллель определяет красную окраску цветка, а другой белую, то в гетерозиготном состоянии у гибрида проявится розовая окраска. Это пример *промежуточного наследования*.

При *кодоминировании* возможно объединение у гетерозигот двух аллелей, которые отдельно друг от друга являются доминантными. Оказавшись вместе, оба аллеля совместно участвуют в выражении признака, который при этом приобретает не промежуточное значение (как в случае неполного доминирования), а совершенно самостоятельное. Кодоминирование имеет место при наследовании группы крови и выражается в следующем. В зависимости от наличия в мембранах эритроцитах крови агглютиногенов и агглютининов в плазме выделяют четыре группы крови системы АВО: О, А, В и АВ. Этот признак определяют три аллеля одного гена: i, I^A и I^B. При этом аллель i является рецессивным и проявляется в фенотипе только в состоянии ii (группа крови О). Аллели I^A и I^B в генотипах I^Ai и I^Bi являются доминантными по отношению к аллелю i (при этом генотипы I^AI^A и I^ai определяют группу А; генотипы I^BI^B и I^Bi определяют группу В), но в генотипе I^AI^B они кодоминантны и проявляются совместно, образуя отдельную группу крови – АВ.

Наследование при полном доминировании

Моногибридное скрещивание

Моногибридным называют скрещивание, при котором родительские организмы различаются по одной паре аллелей. Первым эксперименты по моногибридному скрещиванию провел Мендель (рис. 251). Собственно, с этих классических опытов и началась генетика. Остановимся на них подробнее.

Для своих экспериментов Мендель избрал горох. Основными мотивами для этого стало разнообразие сортов гороха, каждый из которых отличался от других четко различимыми признаками; самоопыление гороха, из-за чего генеративные органы в его цветке надежно скрыты околоцветником. По этой причине можно было не опасаться случайного перекрестного опыления неучтенной пыльцой, зато легко можно проводить искусственное опыление согласно замыслу эксперимента. Кроме того, горох легко выращивать.

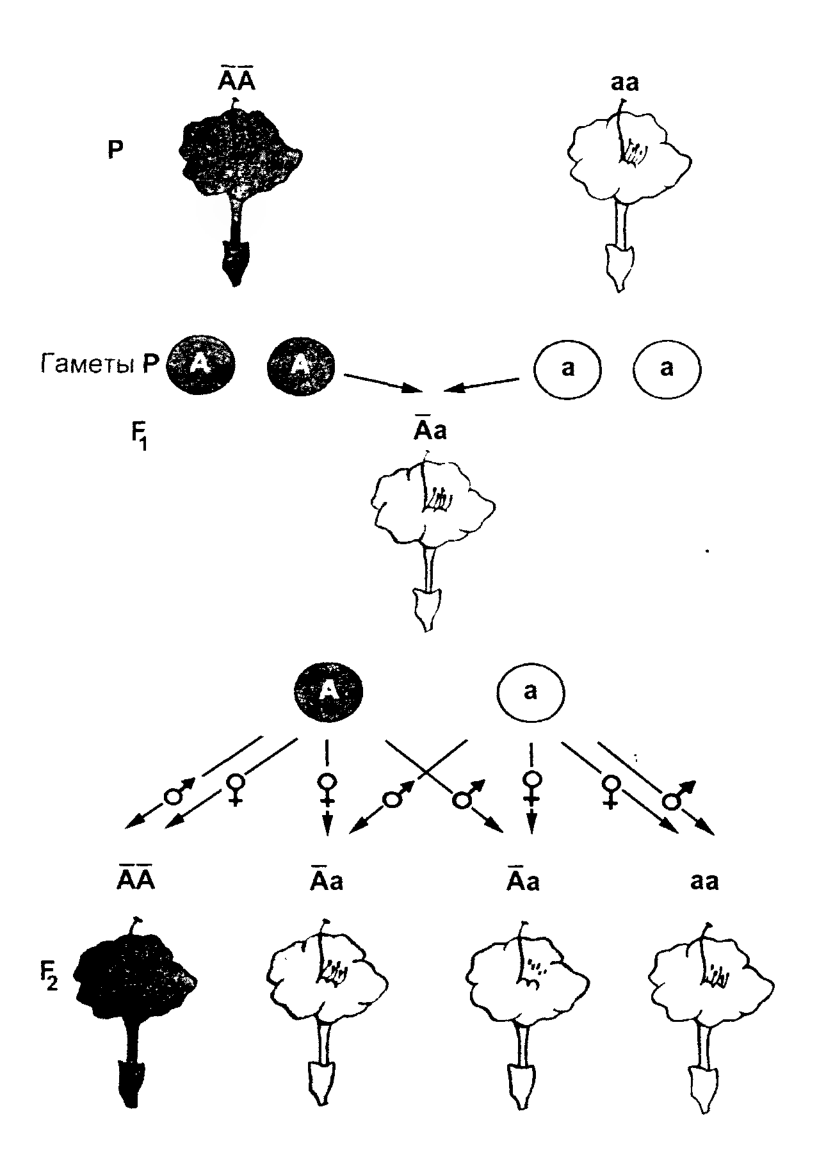


Рис. 250. *Расщепление в моногибридном скрещивании при неполном доминировании у ночной красавицы (Mirabilis jalapa) (по С.Г.Инге-Вечтомову)*

Из многих чистых линий (потомство чистых линий однотипно и не дает расщепления) Мендель выбрал 22 с хорошо выраженными контрастными различиями. На них он поэтапно изучал характер наследования семи признаков: окраска (желтая и зеленая) и форма (гладкая морщинистая) семян, окраска плодов (зеленые и желтые) и их форма (плоские и выпуклые с перетяжками), расположение цветков (пазушные и верхушечные) и их окраска (красные и белые), высота побега (высокие и карликовые) (рис. 252). В своей работе Мендель использовал созданный им гибридологический метод (его основные положения мы привели выше). Полученное ранее математическое образование позволило ему грамотно провести статистический анализ полученного цифрового материала.



Рис. 251. *Г.И. Мендель (1822 – 1884)*

Огромной удачей Менделя (и науки генетики!) явилось то, что у гороха в диплоидном наборе всего семь пар хромосом и в каждой из них находятся гены, кодирующие один из изучаемых им признаков. Но сам Мендель об этом не знал, так как нахождение носителя наследственной информации было неизвестно. Гений – это предвидение!

Для того чтобы исключить несанкционированное самоопыление, Мендель своевременно удалял тычинки, после чего переносил пыльцу с другого растения. Так он искусственно подбирал родительские пары и искусственно их скрещивал. В дальнейшем естественным образом происходило оплодотворение семязачатков исследуемых растений гороха, после чего развивались плоды с семенами полученных гибридов. Их исследование

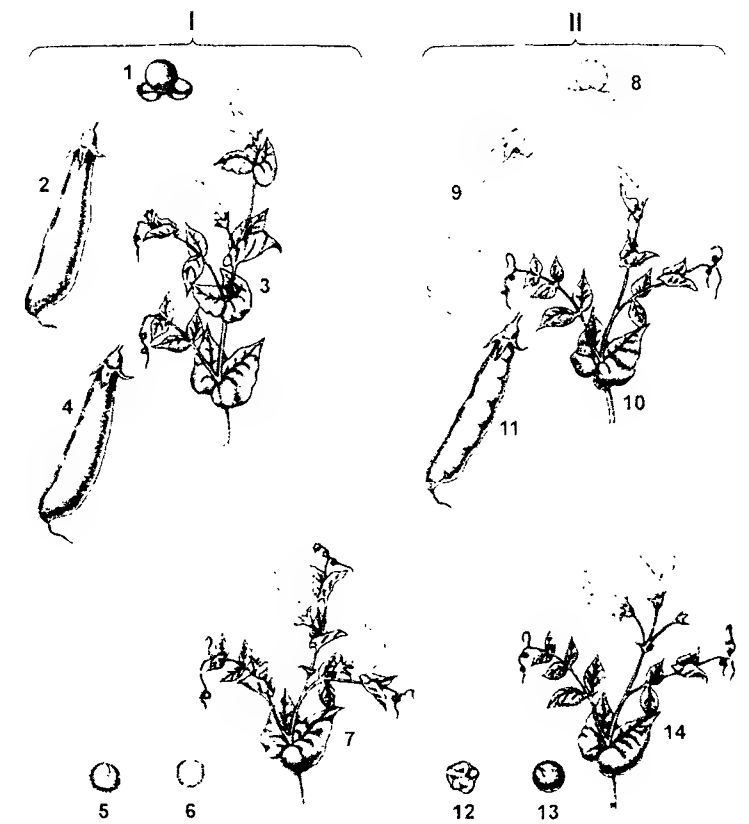


Рис. 252. *Семь признаков гороха Pisum sativum, наследование которых изучал Мендель. Он использовал растения, четко отличающиеся по одному признаку:*

I – доминантные признаки; II – рецессивные признаки; 1 – серая семенная оболочка; 2 – зеленый стручок; 3 – длинный стебель; 4 – вздутый стручок; 5 – гладкие семена; 6 – желтые семена; 7 – пазушные цветы; 8 – белая семенная оболочка; 9 – желтый стручок; 10 – короткий стебель; 11 – сжатый стручок; 12 – морщинистые семена; 13 – зеленые семена; 14 – верхушечные цветы (по Ф. Айала и соавт., с изменениями)

показало, что у всех гибридов присутствовал признак только одного из родителей (рис. 253). Позднее (в 1902 г.) В. Бэтсон и **Сондерс** предложили обозначать гибриды первого поколения – F_1 (от лат. filii – дети), родители обозначаются P (от лат. parenta – родители). На основании этих данных было сформулировано *правило*

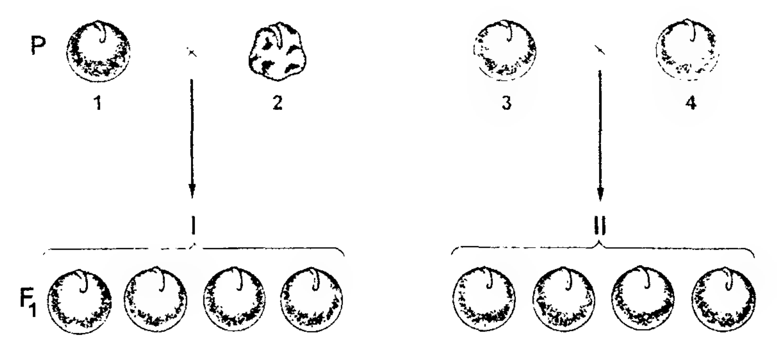


Рис. 253. *Поколение F_1 в двух скрещиваниях Менделя. У гибридов первого поколения проявляется признак одного из родителей (доминантный), а альтернативный (рецессивный) признак второго родителя как бы маскируется. Результаты скрещивания не зависят от того, какое растение, отцовское или материнское, является носителем доминантного признака:*
I – все семена гладкие; II – все семена желтые; 1 – гладкие семена; 2 – морщинистые семена; 3 – желтые семена; 4 – зеленые семена (по Ф. Айала и соавт., с изменениями)

доминирования и первый закон Менделя – *закон единообразия гибридов первого поколения*. Согласно этому закону гибриды первого поколения имеют одинаковое проявление изучаемого признака, причем проявляется вариант признака только одного родителя – доминантный.

Продолжая свои эксперименты, Мендель допустил самоопыление у гибридов первого поколения и в результате этого получил гибриды второго поколения – F_2. Внимательно их изучая, Мендель обнаружил, что бóльшая часть из них несет тот же признак одного из родителей, который безальтернативно присутствовал у гибридов первого поколения. Однако наряду с этим у значительно меньшей части гибридов проявился «исчезнувший» признак другого родителя, который отсутствовал у всех гибридов F_1 (рис. 254). Проведя статистический анализ гибридов второго поколения, Мендель обнаружил, что варианты альтернативного проявления исследуемых признаков у них встречаются в соотношении 3 : 1 (табл. 46).

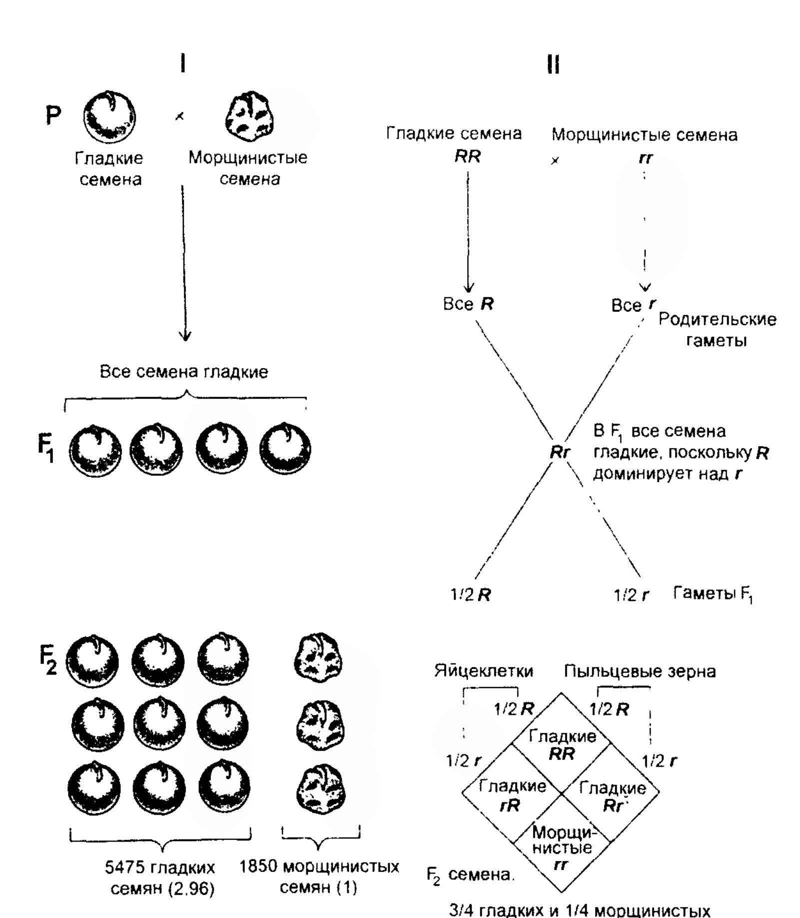


Рис. 254. *Гибриды второго поколения (F_2) от скрещивания гороха с гладкими и морщинистыми семенами:*

I – при самоопылении растений F_1 с гладкими семенами или при перекрестном опылении между такими растениями в поколении F_2 примерно три четверти растений имеют гладкие семена, а одна четверть – морщинистые; II – предложенное Менделем объяснение. Буквы R и r обозначают альтернативные факторы (аллели), ответственные за гладкость и морщинистость семян соответственно. Вероятность появления любого типа растений можно узнать, перемножив вероятности для типов гамет, слияние которых приводит к формированию данного типа растений. Так, например, вероятность появления в F_2 растения типа RR равна одной четверти, поскольку с вероятностью 1/2 аллель R содержится в отцовской гамете и с такой же вероятностью – в материнской; откуда (1/2) × (1/2) = 1/4 (по Ф. Айала и соавт., с изменениями)

Таблица 46

Результаты опытов Менделя по скрещиванию растений гороха, различающихся по одному из семи признаков

Признак*	F_1	F_2 (количество)			F_2%	
		Доминантные	Рецессивные	Всего	Доминантные	Рецессивные
Семена: гладкие или морщинистые	Гладкие	5475	1850	7325	74,7	25,3
Семена: желтые или зеленые	Желтые	6022	2001	8023	75,1	24,9
Цветы: красные или белые	Красные	705	224	929	75,9	24,1
Цветы: пазушные или верхушечные	Пазушные	651	207	858	75,9	24,1
Бобы: выпуклые или с перетяжкой	Выпуклые	882	299	1181	74,7	25,3
Бобы: зеленые или желтые	Зеленые	428	152	580	73,8	26,2
Побег: высокий или низкий	Высокий	787	277	1064	74,0	26,0
Всего или в среднем		14 949	5010	19 959	74,9	25,1

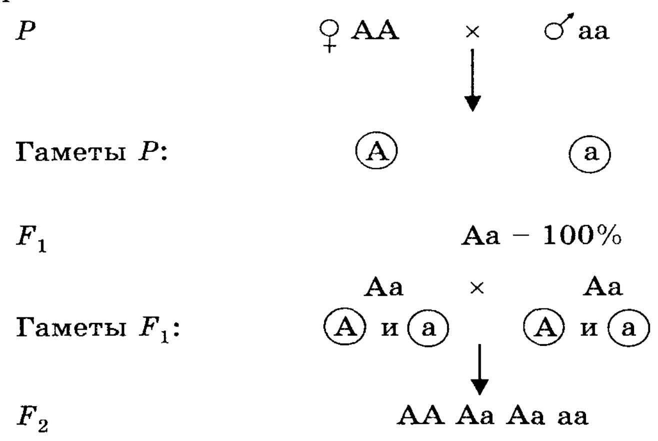
* Доминантные признаки всегда указаны первыми.

Но, может быть, на выражение признака оказывает воздействие пол родителей? Для большей достоверности Мендель также производил *реципрокные скрещивания*. Их смысл состоит в том, что производится два скрещивания родителей, несущих изучаемый признак – допустим, окраску цветка. В первом скрещивании пыльца с красных цветков искусственно переносилась на рыльца белых цветков. Во втором производили рокировку родителей – пыльца с белых цветков переносилась на красные цветки. Проделав это, ученый убедился, что результаты статистически не изменились.

Осмысливая полученные данные, Мендель пришел к выводу, что каждое растение содержит по два внутреннего наследственного фактора (которые позднее были названы генами), определяющего проявление признака. У чистых линий эти факторы одинаковые, а у гибридов разные, причем от каждого из родителей растения получили по одному фактору через гаметы. Соответственно, гаметы содержат по одному фактору признака. Оказавшись у гибридов вместе, наследственные факторы не сливаются, а существуют отдельно, однако проявляется только один фактор – доминантный, а другой – рецессивный – остается неактивным. Дальнейшее размножение гибридов приводит к повторному появлению признака, отсутствующего у гибридов первого поколения, в соотношении 3:1. Это происходит в результате того, что в гаметы попадает только по одному внутреннему фактору и дальнейшее случайное слияние гамет, несущих эти факторы, приводит к образованию организмов либо с двумя одинаковыми факторами, либо с двумя разными. При этом рецессивный признак проявляется только у тех растений, у которых таких факторов два. Если в организме содержится по два доминантных фактора или один доминантный и один рецессивный, в любом случае проявляется доминантный фактор. Позднее **В. Иогансен** (1909) предложил называть наследственные факторы генами, а их альтернативные варианты – аллелями (для облегчения восприятия мы также будем здесь употреблять эти и другие термины современной

генетики, обозначая по возможности время их появления в научной литературе). Логичным итогом этих выводов стал второй закон Менделя: *закон расщепления*, по которому в потомстве гибридов первого поколения происходит расщепление в проявлении изучаемого признака – у части потомства проявляется доминантный вариант признака, а у другой части – рецессивный.

Эти законы Менделя легко проиллюстрировать графически:



Как видно из приведенной схемы, в результате скрещивания гомозигот (чистых линий, при размножении в себе не дающих расщепления) все 100% гибридов первого поколения (F_1) имеют гетерозиготный генотип и одинаковый фенотип. При моногибридном скрещивании гетерозиготы дают два типа гамет: **(A)** и **(a)**. Случайная встреча гамет при оплодотворении дает три типа генотипа: **AA** (25%), **Aa** (50%) и **aa** (25%), которые дают два типа фенотипа: генотипы **AA** и **Aa** проявляют доминантный фенотип, а генотип **aa** – рецессивный. Легко подсчитать, что доминантный фенотип будут иметь 75% гибридов F_2, а рецессивный только 25%, что в итоге и дает менделевское расщепление 3:1.

Для облегчения записи возможных генотипов английский генетик **Р.К. Пеннет** предложил использовать таблицу, которая получила название *решетка Пеннета*.

Ее смысл состоит в том, что по вертикали в крайнем левом столбце в отдельных ячейках записываются аллели, содержащиеся во всех возможных типах женских гамет, а в ячейках верхней строки – мужских. Сообразно этому в ячейки, расположенные на пересечении, вносят аллели соответствующего генотипа. Например, если скрещиваются особи с генотипами **Аа** × **Аа**, то каждая из них продуцирует гаметы двух типов: **А** и **а**. Графически это будет выглядеть следующим образом:

♀ Гаметы \ Гаметы ♂	А	а
А	АА	Аа
а	Аа	аа

Как видно, генотип организма с рецессивным выражением признака определить несложно – он всегда гомозиготен. Но как быть в случае, если в фенотипе проявился доминантный аллель? Каков его генотип, ведь доминантный аллель проявляется не только у гомозигот, но и у гетерозигот. Используя *анализирующее скрещивание,* можно точно и надежно определить генотип интересующей особи с доминантным фенотипом (рис. 255). Его сущность заключается в скрещивании такой особи с родительской особью, гомозиготной по рецессивному аллелю. Если генотип был **АА**, то, скрещиваясь с **аа**, все потомство будет гетерозиготами **Аа** и все будут иметь доминантный фенотип. Если исследуемая особь была гетерозиготной и имела генотип **Аа**, то половина потомства будет иметь генотип **Аа** с доминантным фенотипом, а половина – генотип **аа** с рецессивным фенотипом.

Дигибридное и полигибридные скрещивания

Проведя первую серию опытов и исследовав характер наследования отдельных признаков, Мендель стал

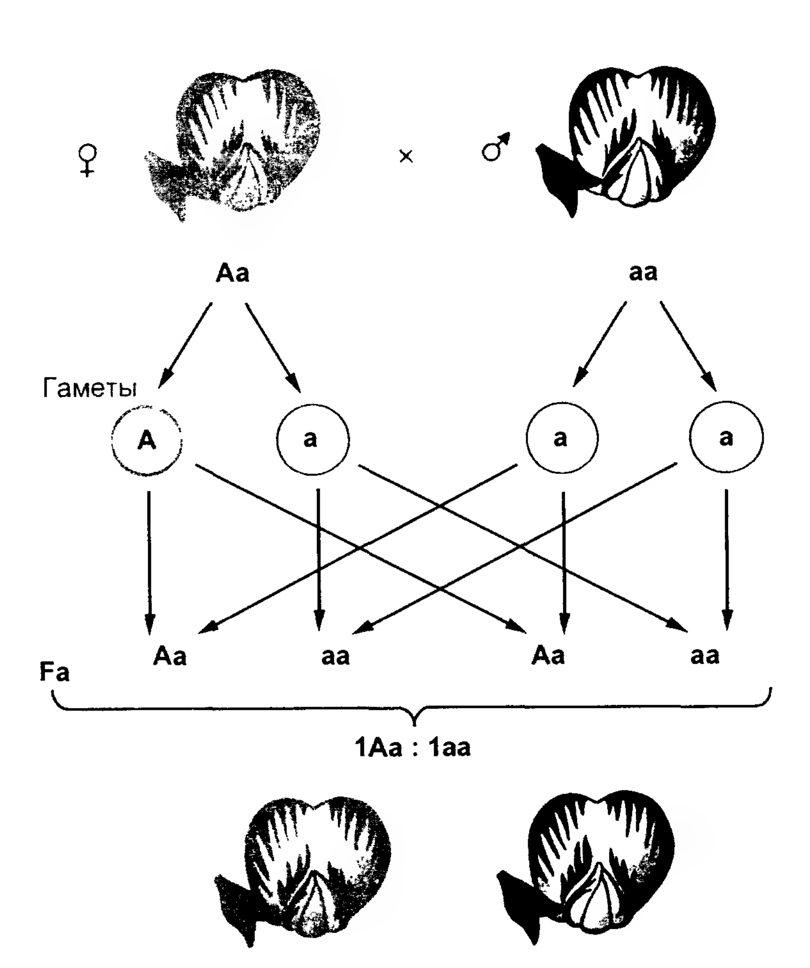
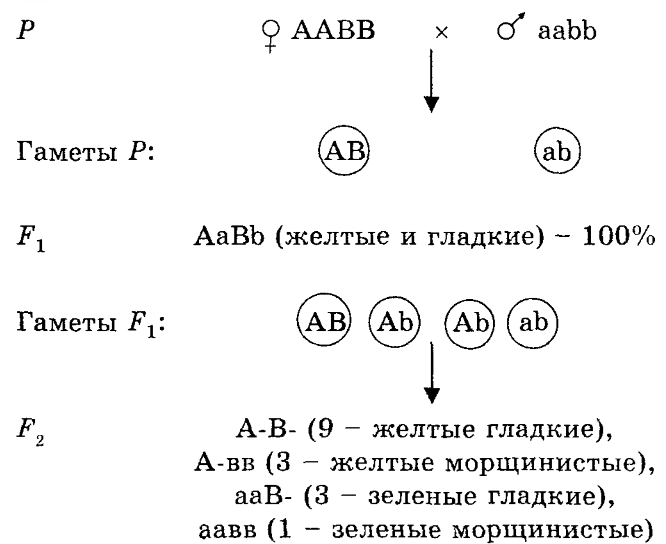


Рис. 255. *Анализирующее скрещивание (по окраске цветков гороха).*
Показано скрещивание гетерозиготной особи с доминантным фенотипом с рецессивной особью; если бы с рецессивной особью скрещивалась гомозиготная по доминантным аллелям особь, все потомство F_a оказалось бы однообразным и имело доминантный фенотип и гетерозиготный генотиип (по С. Г. Инге-Вечтомову)

изучать механизмы их совместного наследования. Для этого он также использовал уже знакомый нам гибридологический метод. Скрещивание родительских пар, различающихся между собой не по одному, а сразу по многим признакам, называется *полигибридным скрещиванием*. Вначале Мендель изучил наследование одновременно двух альтернативных признаков, такое скрещивание называется *дигибридным*. Рассмотрим один из опытов Менделя, в котором он скрещивал гомозиготные растения, имеющие желтые и гладкие семена **(AABB)**, с также гомозиготными растениями, но с зелеными и морщинистыми семенами **(аавв)**. Ранее Мендель уже установил, что желтый цвет и гладкая поверхность семян доминируют над зеленой окраской и морщинистой поверхностью. Как и в случае с моногибридным скрещиванием, в F_1 проявились лишь доминантные аллели. Однако в F_2 фенотипов оказалось гораздо больше, чем ожидаемых родительских. При этом, наряду с имеющимися у родителей признаками (желтой окраской гладких семян и зеленой морщинистых), у гибридов второго поколения появились новые сочетания признаков: часть семян имела желтую окраску наряду с морщинистой поверхностью, а еще одна часть – зеленую окраску в сочетании с гладкой поверхностью. Стараясь объяснить полученные результаты, Мендель отдельно просчитал частоту проявления каждого признака: желтая окраска, зеленая окраска, гладкая поверхность, морщинистая поверхность. Анализ показал, что независимо от формы семян на каждые три семени желтой окраски в среднем приходится по одному семени зеленой окраски. Точно так же и для другой пары признаков – на каждые три семени с гладкой поверхностью независимо от окраски семян приходится по одному морщинистому семени. В результате он пришел к выводу, что каждый признак проявляется самостоятельно и его наследование не зависит от другого.

Таким образом, Мендель сделал свое главное открытие в основанной им науке о наследственности – **он доказал дискретность (т. е. индивидуальную независимость)**

наследственных факторов. Этот вывод нашел свое отражение в третьем законе Менделя: *законе независимого наследования признаков* (*независимого комбинирования генов*), согласно которому каждый признак наследуется независимо от наследования других признаков. Графически расщепление при дигибридном скрещивании будет выглядеть следующим образом:



Гораздо нагляднее возможные при дигибридном скрещивании генотипы и фенотипы смотрятся на решетке Пеннета (рис. 256).

Цитологическое объяснение результатов, которые получаются при дигибридном скрещивании, легко проиллюстрировать схемой поведения хромосом (рис. 257).

Таким образом, при скрещивании двойных гетерозигот (*дигетерозигот*) образуется 16 возможных генотипов, дающих проявление в четырех типах фенотипов.

Математически расщепление в F_2 можно выразить следующей формулой: $x = (3+1)^n$, где n – число пар признаков. Следовательно, при моногибридном скрещивании будет $x = (3+1)^1 = 4$ возможных генотипа и два фенотипических типа в соотношении 3 : 1; при дигибридном:

Гаметы ♂ / Гаметы ♀	AB	Ab	aB	ab
AB	AABB	AABb	AaBB	AaBb
Ab	AABb	AAbb	AaBb	Aabb
aB	AaBB	AaBb	aaBb	aaBb
ab	AaBb	Aabb	aaBb	aabb

Рис. 256. *Определение расщепления по генотипу в F_2 дигибридного скрещивания при помощи решетки Пеннета. Если для дигибридного скрещивания гороха обозначить: А – круглые семена, а – морщинистые семена, В – желтые семена, b – зеленые семена, то легко вывести соотношение фенотипических классов*

$x = (3+1)^2 = 16$ генотипов и четыре фенотипических типа – 9 : 3 : 3 : 1; при тригибридном: $x = (3+1)^3 = 64$ генотипа и восемь фенотипов – 27 : 9 : 9 : 9 : 3 : 3 : 3 : 1 и т.д. (важно учесть, что здесь во всех случаях мы имеем в виду количество фенотипов при полном доминировании). Для вычисления количества фенотипических типов в F_2 употребляют формулу: $x = 2^n$, где n – число пар признаков в гетерозиготном состоянии (это число равно количеству гамет, которые образует эта особь в соответствии с генами, определяющими проявление исследуемых признаков).

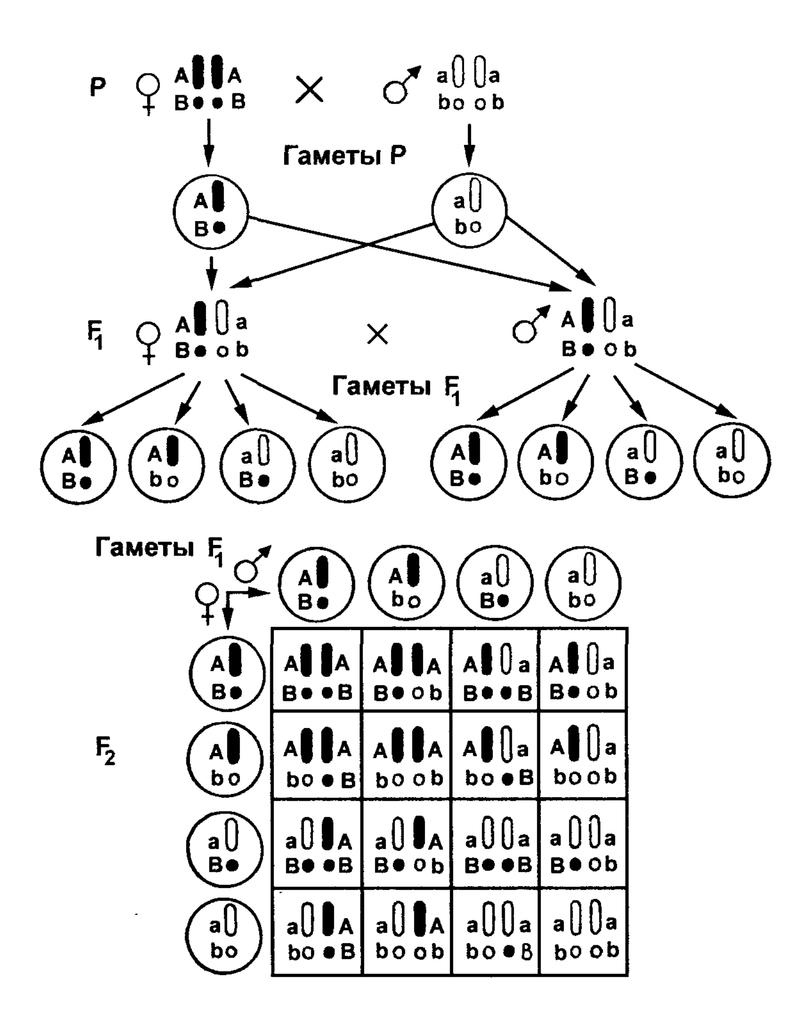


Рис. 257. *Схема, иллюстрирующая поведение гомологичных хромосом при дигибридном скрещивании:*
А – желтая окраска семян; а – зеленая окраска семян;
В – круглая форма семян; b – морщинистая форма семян
(по М. Е. Лобашеву, с изменениями)

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ НЕАЛЛЕЛЬНЫХ ГЕНОВ

До сих пор мы рассматривали механизм наследования признаков, которые контролируются взаимодействием аллелей одного гена, расположенных в одинаковых локусах гомологичных хромосом. При этом фенотип гибрида зависит от наличия конкретных аллелей, их сочетания, а также типа доминирования. Однако наряду с этим имеет место взаимодействие нескольких генов, расположенных не в гомологичных хромосомах, причем совместно они определяют выражение только одного признака. Соответственно численности участвующих генов образуется число генотипических классов. При обозначении этих классов в решетке Пеннета мы не найдем никаких отличий от записи возможных сочетаний при ди- или полигибридном скрещивании. Однако при *неаллельном взаимодействии* при таком же количестве генотипов рассматривается проявление только одного признака, по которому различались родительские пары, а не нескольких, как при полигибридном скрещивании. Расщепление по фенотипу также происходит иначе – если при дигибридном скрещивании имеет место расщепление 9 : 3 : 3 : 1, то взаимодействие аллелей разных генов приводит к новым сочетаниям: 9 : 3 : 4, 9 : 6 : 1, 9 : 7, 12 : 3 : 1, 13 : 3, 15 : 1. Следует отметить, что никакого нарушения открытых Менделем законов здесь нет, просто **форма выражения признака зависит не от двух имеющихся аллелей одного гена, а от комбинации имеющихся аллелей сразу нескольких (двух и более) генов.**

Несмотря на название, такой тип наследования также определяется аллелями. Только при *аллельном взаимодействии* учитываются аллели **одного** гена, а при *неаллельном взаимодействии* – аллели **нескольких разных** генов. Известно несколько типов взаимодействия разных генов: *комплементарность*, *эпистаз* и *полимерия*. Рассмотрим каждый из них подробнее.

Комплементарность

Такой тип взаимодействия имеет место, когда доминантные аллели разных генов, объединившись в генотипе гибридов, дают новое фенотипическое проявление, отсутствующее у родительских форм. Например, таким образом наследуется окраска цветков у душистого горошка (рис. 258). У этого растения цветки, в зависимости от сочетания доминантных аллелей двух комплементарных (*лат.* complementum – средство пополнения) генов, могут иметь красную или белую окраску. Красные цветки имеют особи, обладающие одновременно обоими доминантными аллелями – **А** и **В** (их взаимодействие обусловливает образование пигмента). Если отсутствует хотя бы один из них, то независимо от сочетания аллелей в генотипе пигмент не образуется и цветки остаются белыми. Соответственно, если скрещивать родителей с генотипами **ААвв** и **ааВВ** (понятно, что они будут иметь белую окраску цветков, поскольку обладают доминантными аллелями лишь одного гена и, следовательно, пигмент у них образовываться не будет), то гибриды первого поколения будут дигетерозиготами (**АаВв**) и унаследуют от каждого родителя по доминантному аллелю каждого гена. Такое сочетание комплементарных (взаимодополняющих друг друга) генов приводит

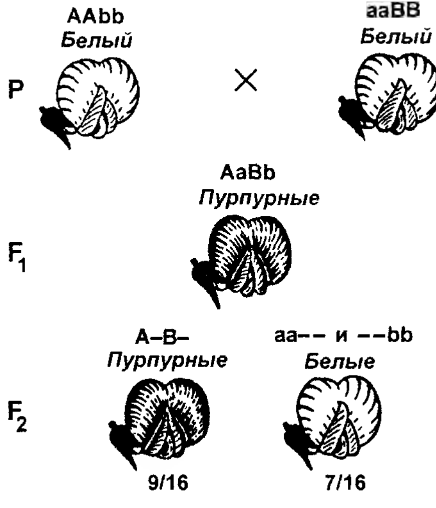


Рис. 258. *Наследование окраски цветков у Lathyrus odoratus при взаимодействии двух пар генов (комплементарность) (по М. Е. Лобашеву)*

к появлению новой формы признака, отсутствующей у обоих родителей, – пигментации цветка. У гибридов второго поколения произойдет расщепление, в результате чего 9 из 16 будут обладать обоими доминантными аллелями генов – **A** и **B** – и, соответственно, иметь окрашенные цветки. У оставшихся шести будет присутствовать лишь один из доминантных аллелей, а у одной особи будут только рецессивные аллели обоих генов. Следовательно, у всех семи пигмент образоваться не сможет и цветки останутся неокрашенными. Проиллюстрируем сказанное схемой скрещивания:

P ♀AAbb × ♂aaBB

(белые цветки) (красные цветки)

↓

Гаметы *P* (Ab) (aB)

F_1 AaBb – 100%

(красные цветки)

Гаметы F_1: (AB) (Ab) (aB) (ab)

↓

F_2 9 – A-B- : 7 – A-вв, ааВ-, аавв

красные цветки белые цветки

или:

Мужские гаметы / Женские гаметы	**АВ**	**Ав**	**аВ**	**ав**
АВ	**ААВВ (кр.)**	**ААВв (кр.)**	**АаВВ (кр.)**	**АаВв (кр.)**
Ав	**ААВв (кр.)**	*ААвв (бел.)*	**АаВв (кр.)**	*Аавв (бел.)*
аВ	**АаВВ (кр.)**	**АаВв (кр.)**	*ааВВ (бел.)*	*ааВв (бел.)*
ав	**АаВв (кр.)**	*Аавв (бел.)*	*ааВв (бел.)*	*аавв (бел.)*

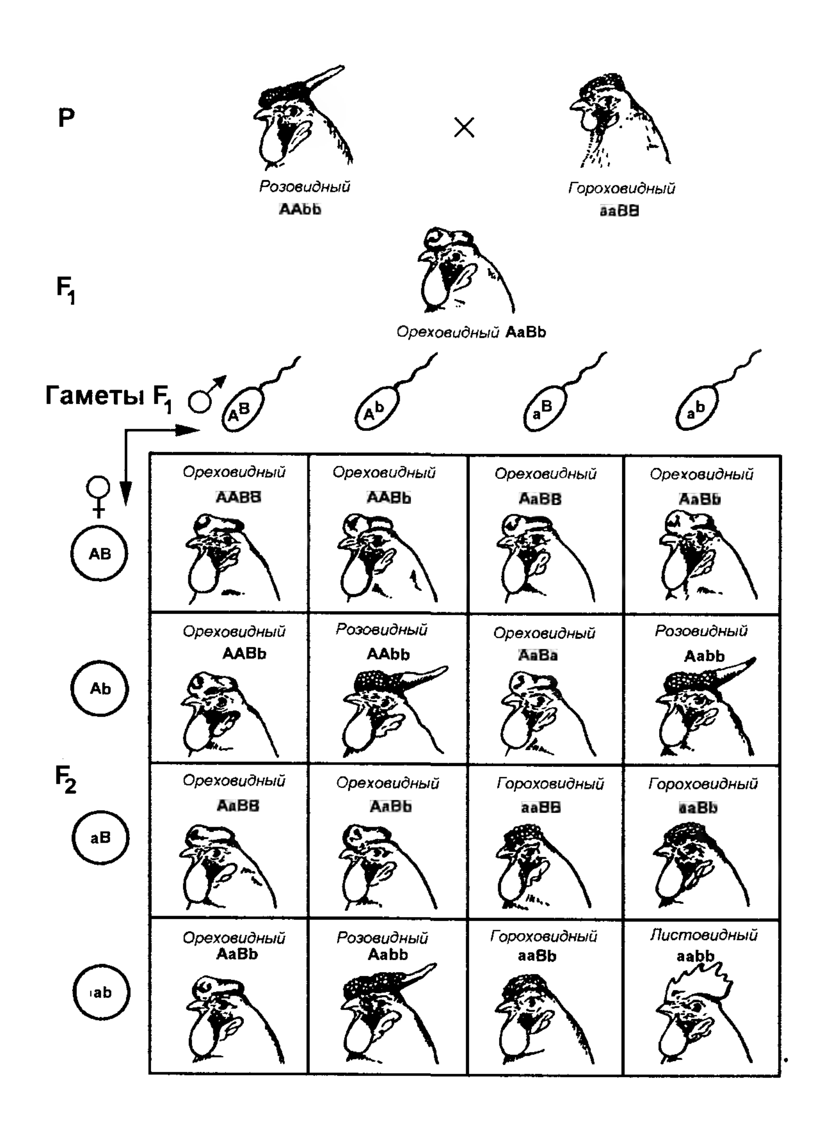


Рис. 259. *Наследование формы гребня у кур при взаимодействии двух генов*
(по М. Е. Лобашеву)

Другим примером, иллюстрирующим взаимодействие комплементарных генов, является наследование формы гребня у кур (рис. 259), точнее, у петухов. Этот признак контролируется двумя генами, локусы которых находятся в разных хромосомах. Если в генотипе имеется один или два доминантных аллеля одного гена (**А-**) и два рецессивных другого (**bb**), то развивается гороховидный гребень; если присутствует один или два доминантных аллеля гена **В-** и два рецессивных аллеля гена **аа**, сформируется розовидный гребень. Одновременное присутствие в генотипе доминантных аллелей обоих генов (**А-В-**) приводит к развитию у петуха ореховидного гребня. Наконец, если в генотипе имеются только рецессивные аллели обоих генов (**aabb**), гребень приобретает листовидную форму.

Эпистаз

При таком взаимодействии аллель одного гена подавляет действие аллеля другого гена. Различают *доминантный* эпистаз (*греч.* epi – над, сверх, после, на, stasis – стояние) (в случае если **А** > **В**) и *рецессивный* (если **аа** > **В** или **аа** > **bb**). Возможные типы расщепления по фенотипу при доминантном и рецессивном эпистазе приведены в табл. 47.

Рассмотрим проявление доминантного эпистаза на примере окраски перьев у кур (рис. 260). У большинства кур наличие пигмента перьев определяется доминантным аллелем гена **С**, тогда как его рецессивный аллель **с** детерминирует отсутствие пигмента и, как следствие, белое оперение. Вместе с тем имеется эпистатический ген, доминантный аллель которого **I** блокирует ген **С** и, соответственно, делает невозможным синтез пигмента. Следовательно, наличие аллеля **I** при любом сочетании других аллелей обусловливает белое оперение. Рецессивный аллель **ii** не влияет на синтез пигмента. Рассмотрим схему скрещивания:

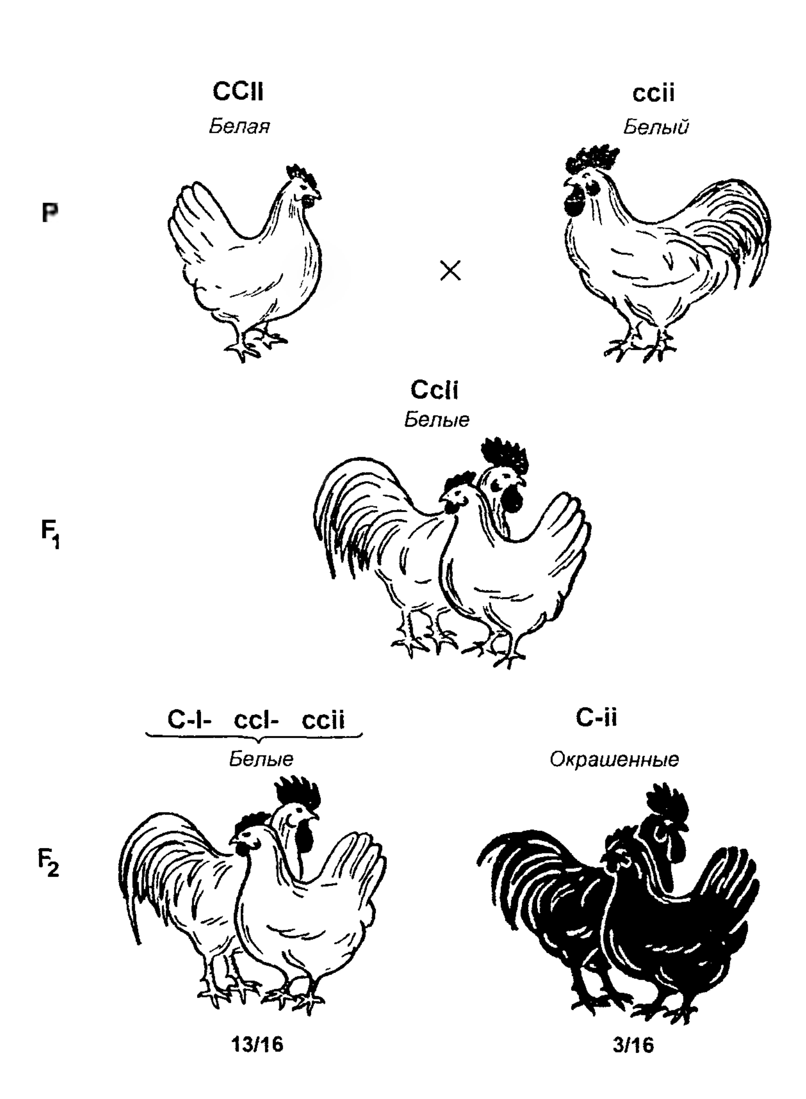


Рис. 260. *Наследование окраски у кур при взаимодействии двух пар генов (эпистаз):*
I – подавляет окраску; i – не подавляет окраску; C – наличие пигмента; c – отсутствие пигмента (по М. Е. Лобашеву)

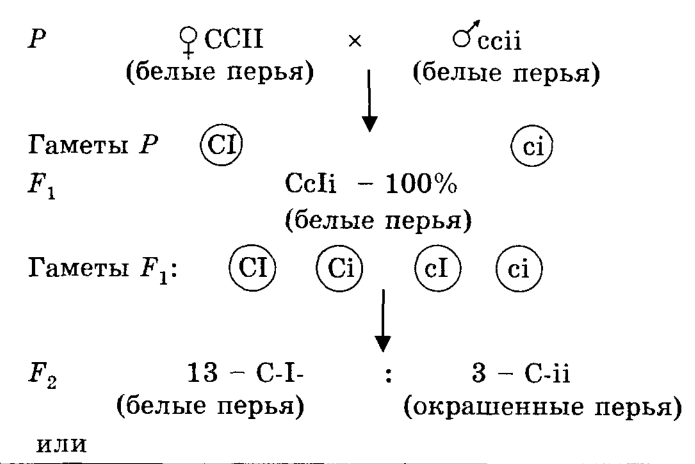
Таблица 47

Соотношение фенотипических классов дигибридного расщепления в F_2 при различных типах взаимодействия генов

(по М. Е. Лобашеву)

Взаимодействие: между аллелями Aa	между аллелями Bb	Между генами *A* и *B*	AABB	AABb	AaBB	AaBb	Aabb	Aabb	aaBB	aaBb	aabb
–	–	Отсутствует	1	2	2	4	1	2	1	2	1
–	+	Отсутствует	3		6		1	2		3	1
+	+	Отсутствует			9			3		3	1
+	+	aa маскирует B– и bb			9			3		4	
+	+	A– маскирует B– и bb				12				3	1
+	+	A– маскирует B– и bb; bb– маскирует A– и aa				12 (+1) ?				3	1
+	+	aa– маскирует B– и bb; bb– маскирует A– и aa			9				7		
+	+	A– маскирует B– и bb; B– маскирует A– и aa					15				1

Примечание: Знак «–» означает неполное доминирование, знак «+» – полное. Знак вопроса около фенотипических классов 12 (+1) означает возможность расщепления как 12:3:1, так и 13:3.



или

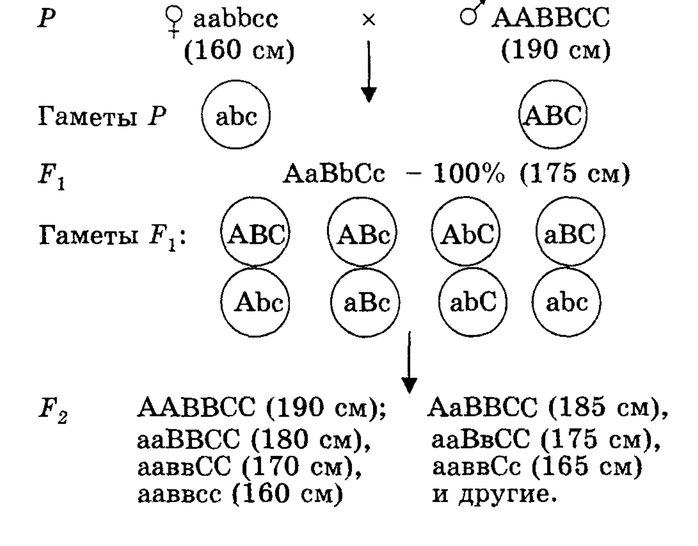
Женские гаметы \ Мужские гаметы	CI	Ci	cI	ci
CI	CCII (бел.)	CCIi (бел.)	CcII (бел.)	CcIi (бел.)
Ci	CCIi (бел.)	**Ccii (окр.)**	CcIi (бел.)	**Ccii (окр.)**
cI	CcII (бел.)	CcIi (бел.)	*ccII (бел.)*	*ccIi (бел.)*
ci	CcIi (бел.)	**Ccii (окр.)**	*ccIi (бел.)*	*ccii (бел.)*

Полимерия

При полимерии доминантные аллели разных генов одинаково действуют на проявление одного признака. Выделяют два типа полимерии. При *кумулятивной* полимерии доминантные аллели разных генов совместно усиливают степень проявления одного признака. Такое взаимодействие генов имеет место, главным образом, при детерминации количественных признаков (например, цвета кожи или роста человека). В случае *некумулятивной* полимерии степень проявления признака аллелями не определяется, тогда как выражение самого признака зависит не от количества доминантных аллелей (как в случае кумулятивной полимерии), а от наличия доминантных аллелей вообще. Иными словами, если доминантные аллели имеются (не важно, в каком количестве,

пусть даже один), доминантный фенотип проявляется в полной мере, а если генотип полностью гомозиготен по рецессивным аллелям всех взаимодействующих генов (т. е. доминантные аллели отсутствуют вообще), то проявляется рецессивный фенотип. Таким образом, некумулятивная полимерия определяет наследование качественных признаков. Рассмотрим некоторые примеры.

Ярким примером кумулятивной полимерии будет генетическая детерминация роста. Этот признак у человека определяется взаимодействием нескольких пар генов: **Аа**, **Вв**, **Сс**. Индивидуумы, обладающие наибольшим количеством доминантных аллелей, достигают в примерно схожих условиях наибольшего роста. При этом каждый доминантный аллель взаимодействующих генов действует равноценно и усиливает воздействие доминантных аллелей других генов. Напротив, если в генотипе преобладают рецессивные аллели, рост оказывается небольшим. Из сказанного становится понятно, что самыми высокими будут лица с генотипом **ААВВСС**, а самыми низкорослыми – с генотипом **аавв сс**. Условимся, что первые будут иметь рост 190 см, а вторые 160 см, тогда каждый доминантный аллель независимо от взаимодействующего гена будет прибавлять по 5 см роста. Проиллюстрируем сказанное:



Чтобы избежать излишне громоздких записей, мы не стали указывать подробно все генотипы, возможные у гибридов второго поколения, а лишь привели необходимые примеры. Поэтому напоминаем, что при кумулятивной полимерии действие всех аллелей равноценно и степень выражения признака зависит от числа доминантных аллелей, а не от их принадлежности. Следовательно, если указано, что 180 см имеют обладатели генотипа **ааВВСС**, то такой же рост будет также и при **ААввСС**, **АаВвСС**, **ААВВсс** и т. д.

Подробно все генотипы удобно приводить по решетке Пеннета (табл. 48).

Таким образом, видно, что чаще всего встречаются носители среднего значения признака (т.е. люди среднего роста), тогда как крайние выражения (люди маленького или высокого роста) этого признака проявляются значительно реже (рис. 261).

Еще одним примером кумулятивной полимерии является наследование цвета кожи. У человека степень содержания черного пигмента (меланина) в коже определяется двумя парами независимо расщепляющихся генов: **BBCC** – черная кожа (высокое содержание пигмента) и **bbcc** – белая кожа. Любые три аллеля черной кожи определяют темную кожу, любые два – смуглую, один – светлую. Как мы уже говорили,

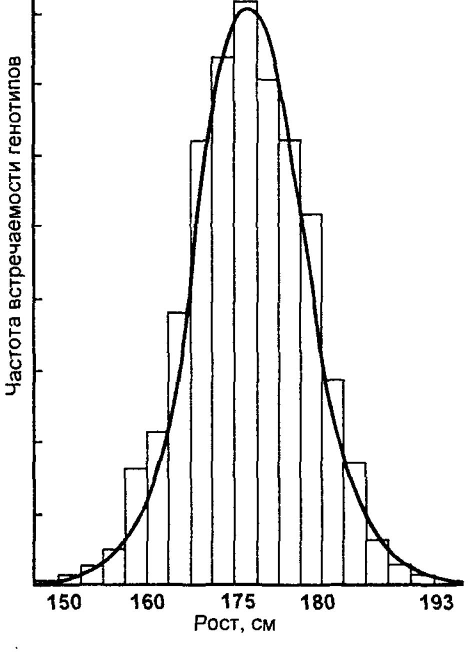


Рис. 261. *Распределение по росту взрослых людей*

Таблица 48

Наследование роста у человека

Муж. гаметы / Жен. гаметы	**АВС**	**АВс**	**АвС**	**аВС**	**Авс**	**аВс**	**авС**	**авс**
АВС	ААВВСС 190 см	ААВВСс 185 см	ААВвСС 185 см	АаВВСС 185 см	ААВвСс 180 см	АаВВСс 180 см	АаВвСС 180 см	АаВвСс 175 см
АВс	ААВВСс 185 см	ААВВсс 180 см	ААВвСс 180 см	АаВВСс 180 см	ААВвсс 175 см	АаВВсс 175 см	АаВвСс 175 см	АаВвсс 170 см
АвС	ААВвСС 185 см	ААВвСс 180 см	ААввСС 180 см	АаВвСС 180 см	ААввСс 175 см	АаВвСс 175 см	АаввСС 175 см	аввСс 170 см
аВС	АаВВСС 185 см	АаВВСс 180 см	АаВвСС 180 см	ааВВСС 180 см	АаВвСс 175 см	АаВВсс 175 см	ааВвСС 175 см	ааВвСс 170 см
Авс	ААВвСс 180 см	ААВвсс 175 см	ААввСс 175 см	АаВвСс 175 см	ААввсс 170 см	АаВвсс 170 см	АаввСс 170 см	Ааввсс 165 см
аВс	АаВВСс 180 см	АаВВсс 175 см	АаВвСс 175 см	ааВВСс 175 см	АаВвсс 170 см	ааВВсс 170 см	ааВвСс 170 см	ааВвсс 165 см
авС	АаВвСС 180 см	АаВвСс 175 см	АаввСС 175 см	ааВвСС 175 см	АаввСс 170 см	ааВвСс 170 см	ааввСС 170 см	ааввСс 165 см
авс	АаВвСс 175 см	АаВвсс 170 см	АаввСс 170 см	ааВвСс 170 см	Ааввсс 165 см	ааВвсс 165 см	ааввСс 165 см	ааввсс 160 см

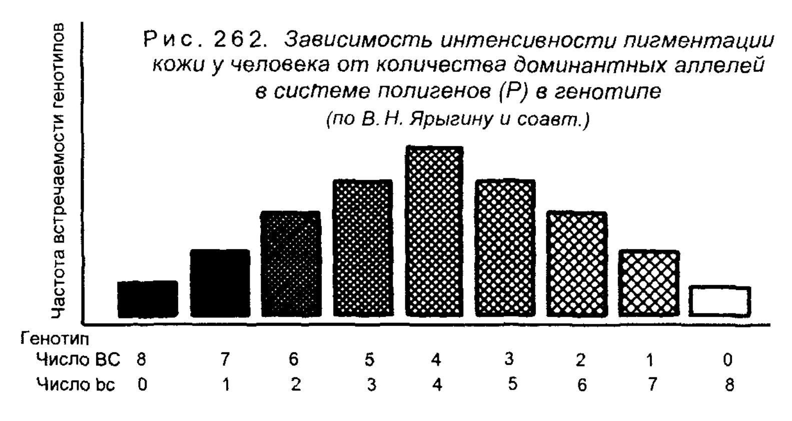


Рис. 262. *Зависимость интенсивности пигментации кожи у человека от количества доминантных аллелей в системе полигенов (Р) в генотипе (по В. Н. Ярыгину и соавт.)*

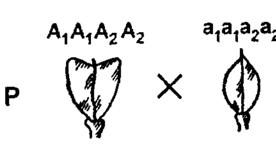
гораздо чаще встречаются особи со средним сочетанием доминантных и рецессивных аллелей в генотипе, т.е. смуглые люди, нежели максимально черные или белые (рис. 262).

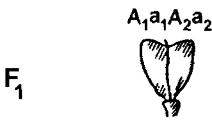
Некумулятивную полимерию легко проиллюстрировать на примере наследования формы плода у пастушьей сумки. Плоды этого растения могут иметь треугольную или яйцевидную форму. Признак контролируется аллелями двух пар полимерных генов: **А-а** и **В-в**, расположенных в разных парах хромосом. При этом наличие в генотипе хотя бы одного доминантного аллеля этих генов – **А-** или **В-** приводит к образованию треугольных плодов. И только у двойных гомозигот **аавв** плоды яйцевидной формы (рис. 263). Выразим это в схеме скрещивания:



или в решетке Пеннета:

Женские гаметы \ Мужские гаметы	АВ	Ав	аВ	ав
АВ	ААВВ (треуг.)	ААВв (треуг.)	АаВВ (треуг.)	АаВв (треуг.)
Ав	ААВв (треуг.)	ААвв (треуг.)	АаВв (треуг.)	Аавв (треуг.)
аВ	АаВВ (треуг.)	АаВв (треуг.)	ааВВ (треуг.)	ааВв (треуг.)
ав	АаВв (треуг.)	Аавв (треуг.)	ааВв (треуг.)	*аавв (яйцевид.)*





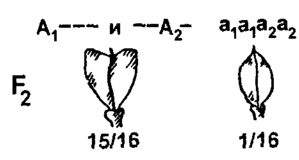


Рис. 263. *Наследование формы стручка у Capsella bursa pastoris при взаимодействии двух пар генов (полимерия): А – треугольная форма; а – округлая форма (по М. Е. Лобашеву)*

ХРОМОСОМНАЯ ТЕОРИЯ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ

Главным достижением Менделя в сонме его блестящих открытий можно считать обнаружение неоспоримых доказательств дискретности (независимости друг от друга) наследственных факторов (генов). Необходимые для этого сведения он получил в результате опытов по ди- и полигибридным скрещиваниям различных сортов гороха. Следует отметить, что Менделя по большей части интересовали закономерности наследования вообще, а отнюдь не материальная природа носителей наследственности, тем более что на тот момент ситуация по этому вопросу выглядела весьма туманной. По этой причине он метафорично обозначал их как «наследственные факторы» или «зачатки». Такое отношение к неоткрытым еще явлениям и структурам является вполне обычным, и многие ученые на пороге великих открытий наделяют гипотетические объекты символическими

эпитетами. История обнаружения носителей наследственной информации не будет здесь исключением.

Итак, Мендель обнаружил, что наследование отдельных признаков может происходить независимо друг от друга, следовательно, носители этих признаков ведут себя самостоятельно. Как известно, великий ученый не был понят и признан при жизни. Его открытия оказались незамеченными, и о самом Менделе никто и не вспоминал, пока в 1900 г. выявленные им закономерности наследования не открыли повторно, причем одновременно и независимо друг от друга три исследователя: **Г. де Фриз, К. Корренс** и **Э. Чермак.** На смену гипотетическому «наследственному зачатку» Менделя **В. Иогансен** ввел понятие «ген». Однако местонахождение этого гена так и оставалось неясным.

Как известно, все дисциплины в науке взаимосвязаны, поэтому информированность о состоянии дел в других областях зачастую бывает очень полезной. Первым генетикам помогли достижения других биологических дисциплин, и прежде всего цитологии. Обнаруженные во второй половине XIX века механизмы поведения хромосом при митозе и мейозе удивительным образом напоминали поведение генов. Если гены существовали в организме попарно в виде аллелей, полученных от каждого из родителей, то и хромосомы также парны – одна получена от отца, а другая от матери. Если при образовании гамет в каждую попадает лишь по одному аллелю каждого гена, то и при мейозе происходит редукционное деление, в процессе которого количество хромосом уменьшается вдвое и в каждую гамету попадает лишь по одной хромосоме из гомологичной пары. Если гены наследуются независимо друг от друга, то и негомологичные хромосомы распределяются между дочерними клетками в процессе мейоза также в случайном порядке, образуя разнообразные комбинации материнских и отцовских хромосом.

Все это не осталось незамеченным, и уже вскоре после переоткрытия законов Менделя (1902) сразу два исследователя – **В. Саттон** и **Т. Бовери** независимо друг

от друга пришли к выводу, что именно в хромосомах и находятся гены. К сожалению, они не смогли предложить этому убедительных доказательств, поэтому их предположение так и осталось *хромосомной гипотезой.* Превратить эту гипотезу в стройную теорию позволили замечательные опыты, произведенные американским генетиком и будущим лауреатом Нобелевской премии **Т. Х. Морганом** (1910) (рис. 264) и его сотрудниками: **К. Бриджесом, А. Г. Стертевантом** и др. В отличие от Менделя, который экспериментировал над горохом, Морган для своих исследований избрал плодовую мушку дрозофилу (Drosophila melanogaster). Выбор объекта оказался очень удачным, поскольку мушка легко и быстро разводится в лабораторных условиях, к тому же она обладает множеством отчетливых альтернативных признаков, которые легко изучать методом гибридологического анализа (рис. 265). Однако уже в самом начале своей работы Морган обнаружил, что наследование некоторых признаков у дрозофил противоречит обнаруженным Менделем закономерностям, поскольку наследовались они не самостоятельно, а совместно. Таким образом, было открыто *сцепленное наследование,* а также явление *кроссинговер.*

СЦЕПЛЕННОЕ НАСЛЕДОВАНИЕ И КРОССИНГОВЕР

Первыми явление сцепления обнаружили **В. Бэтсон** и **Р. Пеннет** (1906) в результате опытов над душистым горошком. Скрещивание ими двух рас, отличающихся между собой по окраске цветков и форме пыльцы, не дало во втором поколении гибридов ожидаемого менделевского расщепления, характерного для дигибридного скрещивания (9 : 3 : 3 : 1). Все гибриды имели только те сочетания признаков, которыми обладал один или другой родитель. Следовательно, в данном случае независимого наследования генов не было, а при образовании гамет оба аллеля неизменно оказывались в одной гамете и наследовались вместе. Исследователи назвали это *притяжением,* но внятно объяснить причины такого

явления они не смогли. Поэтому честь открытия закономерностей сцепленного наследования по праву принадлежит именно Моргану, который сумел это сделать.



Рис. 264. *Т.Х. Морган (1866 – 1945)*

Морган скрещивал мух, различавшихся по цвету тела и длине крыльев. Обычно дрозофилы имеют серую окраску и нормальные крылья. Вместе с тем имеются мутантные особи с черным телом и недоразвитыми крыльями. Оба эти признака контролируются рецессивными аллелями. Как и ожидалось, скрещивание серых мух с нормальными крыльями и черных с зачаточными дало единообразие гибридов первого поколения по доминантным аллелям, т. е. все потомство имело серую окраску и нормальные крылья. Далее Морган предпринял анализирующие скрещивания, причем реципрокные. Их результаты оказались совсем неожиданными (рис. 266).

В первом скрещивании он брал самцов из F_1 и скрещивал их с гомозиготными по обоим генам самками. В F_a (потомстве от анализирующего скрещивания) он получил не ожидаемые четыре фенотипических класса (что следовало из логики открытых Менделем законов наследования), а только два: половина мух независимо от пола имела серое тело и нормальные крылья, а другая – черное тело и зачаточные крылья. На основании этого Морган сделал вывод, что самец F_1 продуцировал не четыре типа гамет, как при обычном дигибридном скрещивании, а только два. Причем каждая из таких гамет содержала лишь изначальные родительские сочетания аллелей (разумеется, имеются в виду генотипы родителей самца F_1, участвующего в этом анализирующем скрещивании).

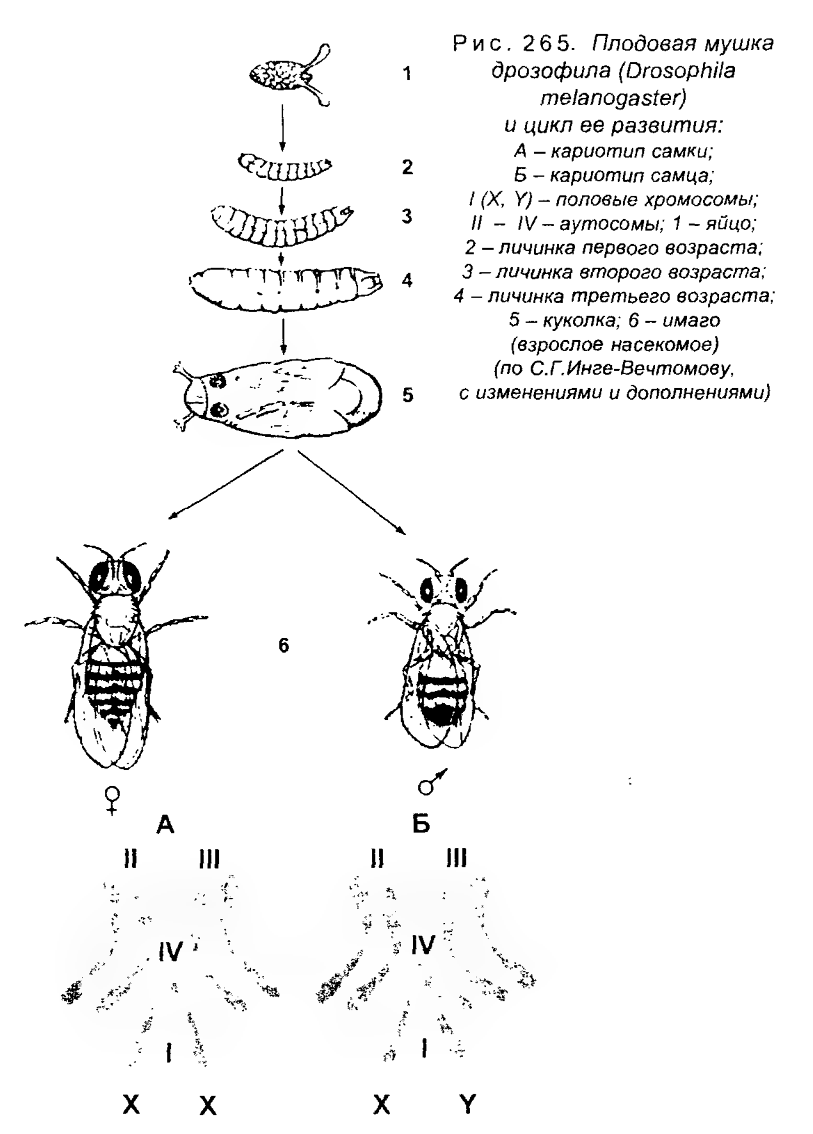


Рис. 265. *Плодовая мушка дрозофила (Drosophila melanogaster) и цикл ее развития:*
А – кариотип самки;
Б – кариотип самца;
I (X, Y) – половые хромосомы;
II – IV – аутосомы; 1 – яйцо;
2 – личинка первого возраста;
3 – личинка второго возраста;
4 – личинка третьего возраста;
5 – куколка; 6 – имаго (взрослое насекомое)
(по С.Г.Инге-Вечтомову, с изменениями и дополнениями)

Во втором анализирующем скрещивании Морган получил $F_а$ от самок из F_1 и гомозиготных по исследуемым генам самцов. Результаты оказались совсем иными, чем в предыдущем скрещивании. В этом случае в потомстве были все четыре фенотипических класса: серые с нормальными

крыльями, серые с зачаточными крыльями, черные с нормальными крыльями и черные с зачаточными крыльями. Таким образом, проявились не только родительские сочетания признаков, но и другие возможные их сочетания, как в случае с расщеплением при дигибридном скрещивании. Однако частотные характеристики встречаемости признаков здесь были иными. Если менделевское расщепление при дигибридном скрещивании при таком скрещивании было бы 1 : 1 : 1 : 1 для каждого из упомянутого фенотипического класса, то Морган получил 41,5% серых мух с нормальными крыльями, 41,5% черных с зачаточными крыльями, 8,5% серых с зачаточными крыльями и 8,5% черных с нормальными крыльями.

Следовательно, самцы и самки от F_1 продуцируют неодинаковое количество различных типов гамет. Самцы производят только два типа гамет в одинаковых пропорциях, причем аллели исследуемых генов в них сцеплены и всегда наследуются совместно. У самок образуется четыре типа гамет, однако в разных соотношениях: в 83% (41,5% + 41,5% = 83%) случаев аллели исследуемых генов наследуются также сцепленно, а в 17% (8,5% + 8,5% = = 17%) – образуются их *рекомбинантные сочетания*.

Чтобы проверить полученные данные, Морган осуществил еще серию скрещиваний. На этот раз он скрестил рекомбинантные формы, после чего вновь провел анализирующие скрещивания с полученными гибридами первого поколения. Как и прежде, он скрещивал их с гомозиготными по рецессивным аллелям партнерами. В первом скрещивании участвовали самцы F_1, а во втором – самки F_1. Полученные результаты не отличались от результатов предыдущих опытов. Вновь самцы F_1 давали два типа гамет, а в потомстве проявлялись только родительские фенотипические признаки. Тогда как у самок F_1 в потомстве (F_a) проявлялись как родительские, так и рекомбинантные сочетания, причем в выявленных ранее соотношениях (83% : 17% соответственно).

Анализируя полученные результаты, Морган пришел к выводу, **что наследственные факторы – гены – располагаются в хромосомах, причем гены, определяющие**

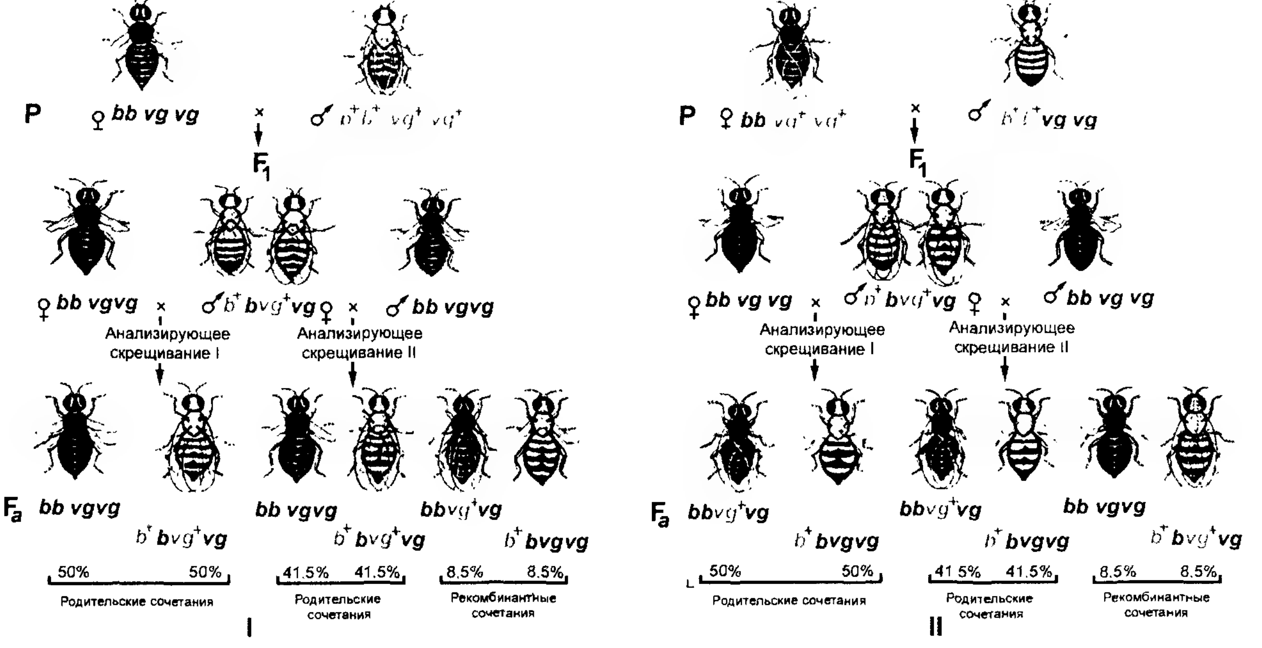


Рис. 266. *Появление родительских и рекомбинантных сочетаний генов (и признаков) при скрещивании дрозофил, различающихся по окраске тела и развитию крыльев:*

I – доминантные аллели обоих генов у одного родителя; II – каждый из родителей имеет доминантные аллели одного и рецессивные аллели другого гена (по С. Г. Инге-Вечтомову)

у дрозофил цвет тела и развитие крыльев, находятся в одной хромосоме. У гомозигот в гомологичных хромосомах присутствуют одинаковые аллели, а у гетерозигот – разные. Гены, расположенные в одной хромосоме, наследуются сцепленно. У самцов это сцепление абсолютное, а у самок – частичное, поэтому в процессе мейоза у самок возможен частичный обмен одинаковыми участками у гомологичных (несущих одинаковые гены) хромосом, что приводит к образованию рекомбинантных сочетаний аллелей. Цитологическим основанием для этого послужило наблюдение **Янссенсом (1909)** за образованием перекреста (хиазм) в процессе профазы первого деления мейоза. Такой обмен между гомологичными хромосомами получил название *кроссинговер* (англ. crossingover – перекрест). В дальнейшем сотрудник Моргана А.Г. Стертевант логично предположил, что чем ближе гены расположены в хромосоме, тем меньше вероятность кроссинговера между ними и, соответственно, больше вероятность того, что они будут наследоваться сцепленно. С другой стороны, просчитав частоту кроссинговера, можно судить о расстоянии между исследуемыми генами в хромосоме и даже определить их расположение и удаленность друг от друга. В результате у генетиков появилась реальная возможность составления генетических карт исследуемых организмов.

Таким образом, гены, расположенные в одной хромосоме, образуют *группу сцепления*. Если не произошел кроссинговер, они попадают в одну гамету и наследуются вместе. Количество групп сцепления соответствует количеству хромосом в гаплоидном состоянии ядра. **Из этого следует, что открытые Менделем закономерности наследования раскрывают индивидуальное поведение не отдельных генов, а отдельных хромосом.** Причиной тому послужило удивительное совпадение, неведомое Менделю, – гены, определяющие выражение изучаемых Менделем признаков, находились в разных хромосомах и в соответствии с хромосомной теорией Моргана распределялись в гаметах независимо друг от друга.

Как известно, Мендель не занимался поиском материального носителя наследственных факторов, и, сопоставив результаты своих опытов, он посчитал, что независимое наследование характерно для всех признаков. Однако у каждого организма этих признаков очень много, и, если следовать логике основателя генетики, гаметы должны продуцироваться в циклопическом количестве вариантов. В результате оказывается невозможным проследить одновременно за всеми признаками. Установление Морганом факта, что все гены линейно локализуются в хромосомах, число которых строго фиксировано для каждого вида, устраняет это противоречие и позволяет наблюдать наследование не отдельных генов, а целых групп, сцепленных в отдельных хромосомах.

Напомним, что в зиготене профазы первого деления мейоза происходит объединение гомологичных хромосом в биваленты в результате конъюгации. После этого у некоторых хромосом может произойти перекрест – кроссинговер, в результате чего гомологичные хромосомы обмениваются участками. Перекрест хромосом может произойти в одном месте или в двух, трех и более, т. е. кроссинговер бывает одинарным и множественным. Таким образом происходит рекомбинация аллелей генов. Гаметы, в которые затем попадают хромосомы, претерпевшие кроссинговер, называются *кроссоверными*, гаметы с неизмененными хромосомами называются *некроссоверными*.

Сцепленное с полом наследование

Явление, при котором признаки по-разному наследуются в зависимости от пола, также было открыто и изучено Т. Х. Морганом. Основанием для этого послужили результаты следующих опытов. Скрещивая мух, отличающихся по цвету глаз, и проводя затем реципрокные скрещивания, он обнаружил, что, во-первых, наследование этих признаков противоречит менделевским закономерностям и, во-вторых, по-разному проявляется у самцов и самок.

У дрозофил красная окраска глаз доминирует над белой. Скрещивание красноглазой самки и белоглазого самца дало в F_1 ожидаемое единообразие – все мухи были красноглазыми. Гибриды F_2 также дали привычное для менделевской генетики расщепление – 3:1. Однако при более подробном рассмотрении все оказалось вовсе не как обычно. Дело в том, что в F_2 все самки были красноглазыми, а среди самцов половина была красноглазых и половина белоглазых (рис. 267).

Реципрокное скрещивание дало совершенно иные результаты, однако также противоречащие менделевскому расщеплению. При скрещивании гомозиготных белоглазых самок и красноглазых самцов в F_1 вообще не было ожидаемого единообразия потомства – все самки оказались красноглазыми, а все самцы – белоглазыми. Иными словами, сыновья наследовали признак матери, а дочери – признак отца (такое наследование генетики называют *крисс-кросс* – крест-накрест). В F_2 же независимо от пола соотношение красноглазых и белоглазых мух было одинаковым.

Морган сумел дать объяснение полученному феномену, сопоставив результаты скрещиваний с особенностями кариотипа дрозофил. В диплоидном ядре этих мух содержится четыре пары хромосом, причем три пары у самцов и самок между собой не отличаются по содержащимся в них локусам генов, а четвертая пара одинаковая только у самок – у нее имеются две X-хромосомы (генотип самок – XX), у самцов же X-хромосома только одна, а другая – непохожая на нее Y-хромосома (генотип самцов – XY, генетики обозначают половые хромосомы такими значками: X – —; Y – →). Хромосомы, отличающиеся у самцов и самок, получили название *половые хромосомы*. Исходя из этого, Морган предположил, что ген, определяющий окраску глаз, у дрозофил расположен именно в X-хромосоме. Поскольку у самцов такая хромосома лишь одна, у них не происходит взаимодействия аллелей, а реализуется любой аллель, имеющийся в доставшейся единственной X-хромосоме. У самок таких хромосом две, соответственно они получают

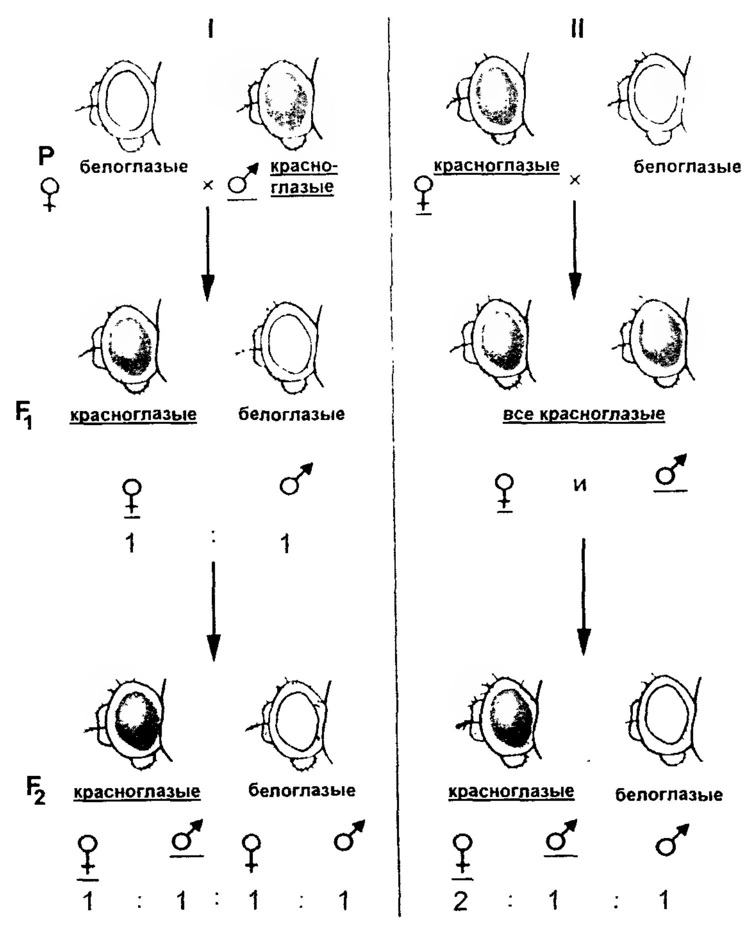


Рис. 267. *Расщепление по фенотипу при реципрокных скрещиваниях мух white (w) – белые глаза и нормальных мух с темно-красными глазами (w^+).*

I: ♀ w × ♂ w^+. II: ♀ w^+ × ♂ w *(по С. Г. Инге-Вечтомову)*

не один (как самцы), а два аллеля, поэтому реализация заложенных в них генов осуществляется согласно известному принципу доминирования. Такая интерпретация совсем по-другому представляет результаты описанных выше моргановских скрещиваний и делает их последовательно логичными. Схемы скрещиваний приведены на рис. 268.

Таким образом, ген, контролирующий у дрозофил цвет глаз, находится в X-хромосоме, т. е. он сцеплен с полом. Поэтому у гетерозиготных самок оказывается красная окраска (поскольку она доминирует). Самцы же всегда имеют только один аллель в своей единственной X-хромосоме. Поскольку другая половая хромосома – Y-хромосома – не содержит такого гена, самцы всегда оказываются как бы в «гомозиготном» состоянии. Однако употреблять здесь понятие «гомозиготность» нельзя, поскольку оно относится к диплоидной стадии и изначально обозначает парное состояние. Поэтому **явление, при котором диплоидный организм обладает только одним аллелем какого-либо признака, получило более точное обозначение – *гемизиготное* состояние** (*греч.* hemi – первая составная часть сложных слов, соответствующая словам «половина», «наполовину»).

Наследование признаков, ограниченных полом и зависимых от пола

Как мы уже говорили, развитие многих признаков связано с половой принадлежностью. Если локусы генов расположены в половых хромосомах, то их наследование будет сцеплено с полом (например, окраска глаз у дрозофил, гены дальтонизма и гемофилии у человека и др.). Но, кроме этого, существует немало признаков, гены которых находятся не в половых хромосомах, а в аутосомах, развитие которых у представителей разного пола неодинаково. Если такие признаки проявляются только у представителей одного пола, то они будут называться *ограниченными полом*. В качестве примера можно привести гены молочной продуктивности, которыми обладают быки и передают по наследству своим дочерям, однако у самих быков эти гены не проявляются.

В других случаях признаки проявляются у обоих полов, однако у одного из них они выражены интенсивнее. Например, и бараны и овцы обладают рогами,

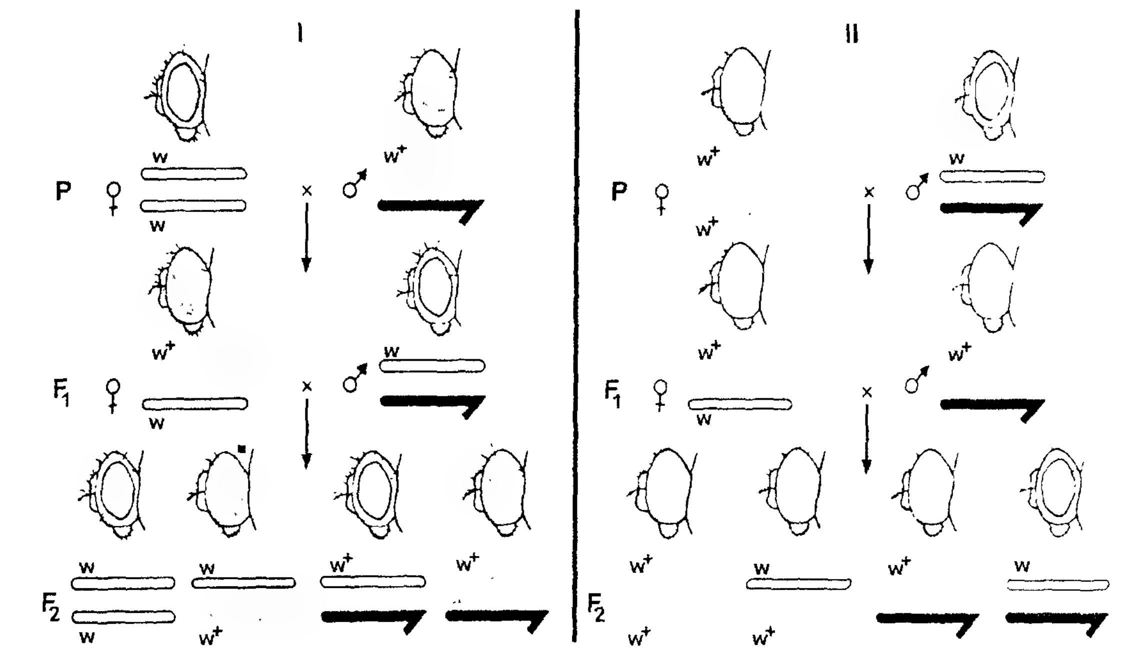


Рис. 268. *Наследование, сцепленное с полом у дрозофилы при скрещивании белоглазых самок с красноглазыми самцами (I) и красноглазых самок с белоглазыми самцами (II)*

(по С. Г. Инге-Вечтомову)

однако у баранов они развиты значительно лучше, поскольку соответствующий ген у овец проявляется только в случае гомозиготного состояния по доминантному аллелю (**АА**), а в гетерозиготном состоянии аллель **А** у овец не доминирует над аллелем **а** и рога не развиваются (отсутствие рогов называется *комолостью*). Напротив, бараны бывают безрогими только при гомозиготном рецессивном генотипе (**аа**), а в гетерозиготном состоянии развиваются нормальные рога, поскольку у них доминантный аллель проявляется.

Известно, что женщины (безусловно, к счастью не только для них самих, но и для мужчин!) значительно реже становятся лысыми, нежели мужчины (разумеется, если отсутствие волос не связано с каким-либо ненаследственным заболеванием). Причина такой «дискриминации» кроется в том, что у женщин ген, определяющий плешивость, не доминирует, поэтому у них в гетерозиготном состоянии волосы сохраняются. Тогда как у мужчин ген плешивости является доминантным, и сохранить шевелюру к старости могут только гомозиготы, у которых аллели плешивости отсутствуют. Признаки, которые по-разному проявляются у представителей мужского и женского пола, называются *зависимыми от пола*.

Определение пола

Почти всем эукариотическим организмам свойственно половое размножение. Посредством полового процесса постоянно осуществляется комбинация генетического материала, в результате чего появляются формы с новыми сочетаниями признаков, что значительно ускоряет адаптациогенез (процесс приобретения приспособлений – адаптаций). Именно благодаря половому размножению изменившиеся гены могут накапливаться в генофонде популяции и вида в целом.

В наиболее простых случаях половой процесс представляет собой копуляцию (слияние) клеток, не различающихся между собой, – *изогамия* (именно так происходит

половое размножение примитивных одноклеточных, например неколониальных жгутиконосцев). Несколько более сложной является *анизогамия*, при которой сливаются клетки, различающиеся между собой либо размерами, либо подвижностью (такой способ характерен для некоторых колониальных жгутиконосцев). Наконец, *оогамия* представляет собой наиболее совершенный тип полового размножения, в этом случае крупная и неподвижная женская половая клетка (яйцеклетка) сливается с мелкой, но высокоподвижной мужской (сперматозоидом).

Если у самых простых организмов любая клетка способна стать половой, то у более сложных половые клетки стали образовываться лишь в особых структурах – половых железах, или гонадах. У *гермафродитов* одновременно присутствуют мужские и женские гонады. Такие организмы не нуждаются в половых партнерах и размножаются самостоятельно, например большинство плоских червей. Однако при этом потомство получает генетический материал лишь одного родителя, и такой половой процесс мало чем отличается по значимости от бесполого размножения. В известной мере это противоречие разрешено у малощетинковых кольчатых червей, которые, будучи гермафродитами, осуществляют перекрестное размножение, в процессе которого половые партнеры обмениваются спермой. Гораздо более прогрессивным является полное разделение полов, при котором одни организмы – самки – специализируются на производстве яйцеклеток, а другие – самцы – на производстве сперматозоидов. Половая принадлежность организма может определяться на разных этапах его развития, в связи с чем выделяют три типа: *прогамное*, *сингамное* и *эпигамное*.

Прогамное определение пола осуществляется до оплодотворения в процессе оогенеза. Так происходит, в частности, у коловраток. При этом образуются яйцеклетки разных размеров – крупные и мелкие. После

оплодотворения из крупных яиц развиваются самки, а из мелких – самцы (рис. 269).

Сингамное определение пола, происходящее при оплодотворении, определяется половыми хромосомами. Этот тип является наиболее распространенным. Существует несколько вариантов хромосомного определения пола (рис. 270). Напомним, что в кариотипе хромосомы подразделяются на аутосомы и половые хромосомы. Как следует из названия, первые содержат гены, которые выражают биологические особенности строения и функционирования организма, а последние, кроме того, определяют половую принадлежность. Как уже говорилось, большинство хромосом кариотипа являются аутосомами, причем каждая из них в диплоидном ядре

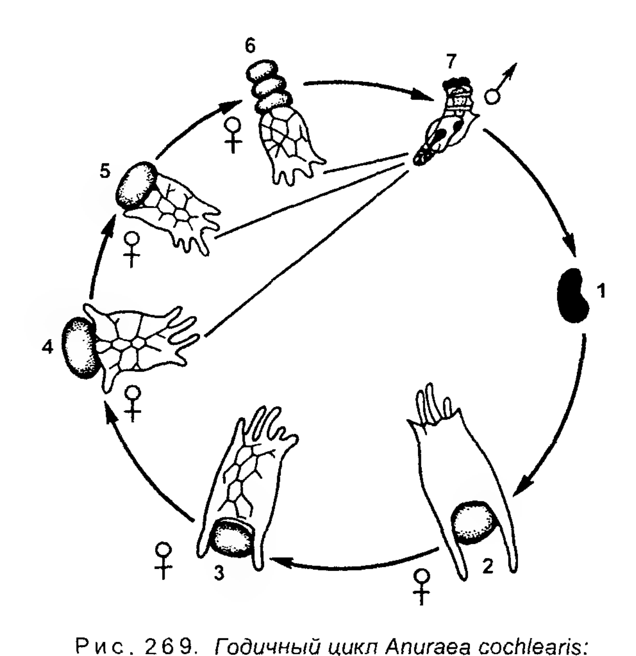


Рис. 269. *Годичный цикл Anuraea cochlearis:*
1 – зимнее яйцо; 2 – 6 – последовательные в течение лета поколения партеногенетических самок с летними яйцами; самки последнего поколения (6) откладывают мужские яйца, из которых развиваются самцы; 7 – самец. Самцы копулируют с самками последнего поколения, которые откладывают оплодотворенные зимние яйца (1) (по Кречмеру)

всегда имеет зеркальную пару – гомологичную хромосому, полученную от другого родителя. Напоминаем, что гомологичные хромосомы имеют одинаковые размеры и форму (если ни одна из них не повреждена), в них располагаются одинаковые гены, которые при этом могут быть в разных аллельных

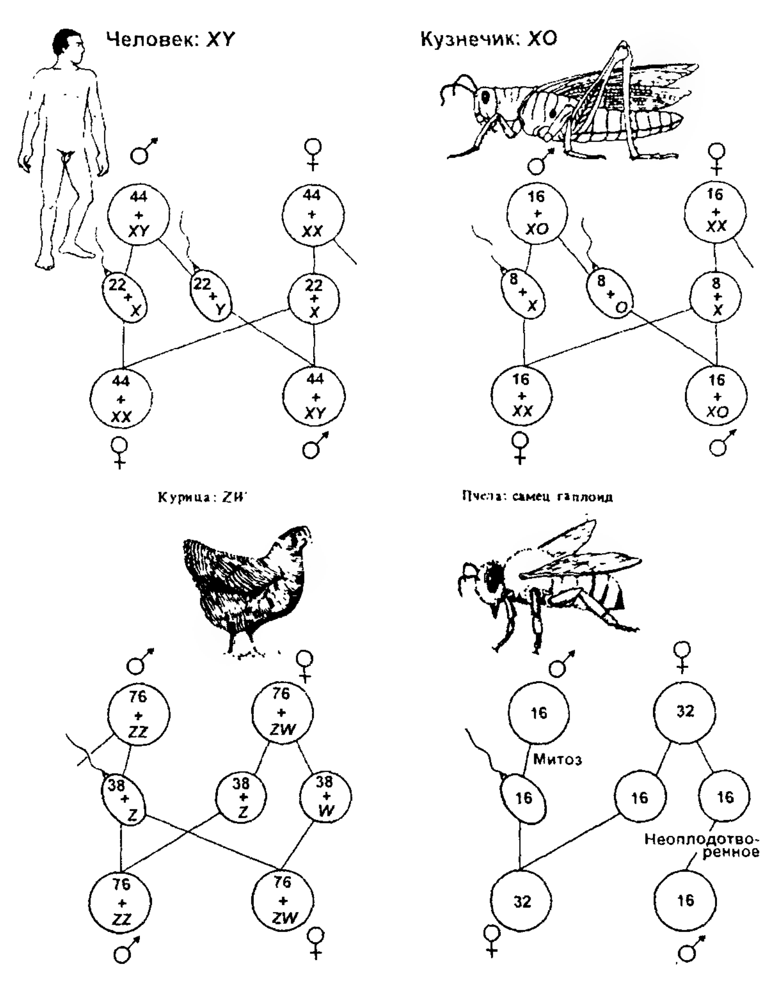


Рис. 270. *Четыре типа определения пола (по Ф. Айала)*

состояниях. Все аутосомы обязательно присутствуют как у особей мужского, так и женского пола.

Совсем по-другому дело обстоит с половыми хромосомами. Как правило, они имеют неодинаковое строение и за редчайшим исключением несут в себе разные гены (рис. 271). Среди генов, одинаковых для обеих половых хромосом, можно привести в качестве примера ген, определяющий строение щетинок у дрозофил. В отличие от аутосом, количество половых хромосом ограничено одной-двумя или даже они могут отсутствовать вовсе. У разных организмов можно обнаружить немало вариантов соотношения половых хромосом в кариотипах самцов и самок. Как было сказано выше, у человека и уже знакомой нам мушки дрозофилы имеются две половые хромосомы – X и Y. Напоминаем, что у женских особей имеется две X-хромосомы, а у мужских – одна X-хромосома и одна Y. X-хромосома имеет большие размеры и содержит много генов, необходимых для нормального развития организма, поэтому развитие организма без этой хромосомы обычно невозможно. Y-хромосома, напротив, невелика и содержит немного генов общего назначения. Главной задачей этой хромосомы (точнее, содержащихся в ней генов) является морфологическое и физиологическое развитие мужского организма. Если гены Y-хромосомы по каким-то причинам не проявляют активности, организм развивается по женскому типу (поэтому организмы без Y-хромосомы жизнеспособны). При мейозе мужские особи продуцируют гаметы двух типов: половина из них будет содержать X-хромосому, другая – Y-хромосому. Тогда как все гаметы женских особей будут одного типа – каждая из них содержит только X-хромосому. По этой причине у человека (и других организмов с подобным разделением половых хромосом) мужской пол является *гетерогаметным*, а женский – *гомогаметным*.

Как уже говорилось выше, кроме генов, определяющих половую принадлежность, половые хромосомы

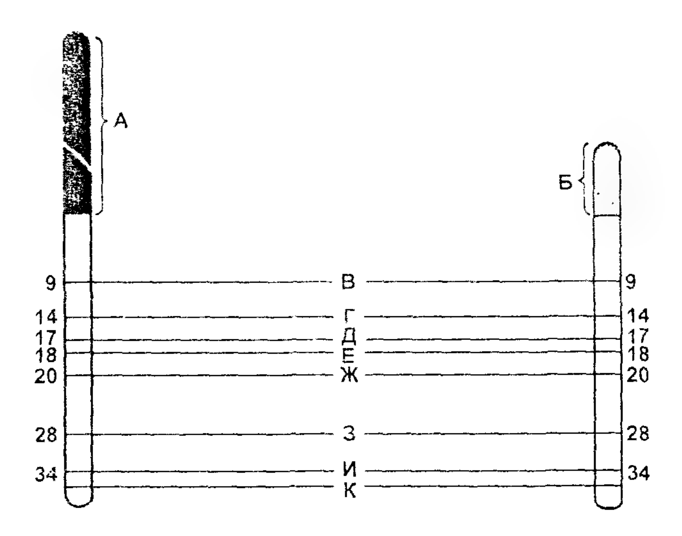


Рис. 271. *Наиболее вероятное расположение в гомологичном участке X- и Y-хромосом тех генов, которые не полностью сцеплены с полом.*

Вверху слева - гены, расположенные в непарном с Y-хромосомой участке X-хромосомы, вверху справа – гены, расположенные в непарном участке Y-хромосомы; внизу справа и слева – гены, расположенные в парном участке X-хромосомы. Цифры показывают частоту (в процентах) рекомбинаций с определяющим пол участком хромосомы. А – красно-зеленая слепота, гемофилия, атрофия зрительного нерва и другие сцепленные с полом болезни; Б – ichthyosis hystrix gravior и другие голандрические признаки; В – общая цветовая слепота, Г – пигментная ксеродерма; Д – болезнь Огучи; Е – спастическая параплегия; Ж - рецидивирующий буллезный эпидермолиз; З – пигментный ретинит; И – геморрагический диатез, К – судорожные расстройства (по Ниль и Шеллу)

содержат также гены, контролирующие общее развитие организма и его нормальное функционирование. Особенно много таких генов в значительно более крупной X-хромосоме. Наследование таких генов у самцов и самок неодинаково. Самки располагают двумя такими хромосомами, следовательно, каждый ген у них имеет аллельную пару и выражение признака будет определяться принципом доминирования. В мужском кариотипе все иначе: поскольку самцы обладают лишь одной X-хромосомой, любой находящийся в ней аллель получит свое выражение в фенотипе, так как не имеет

пары (т. е. каждая из половых хромосом находится в гаплоидном состоянии).

Знание этого механизма чрезвычайно важно в силу того, что в X-хромосоме часто содержатся рецессивные аллели, вызывающие тяжелые заболевания. Одним из них является гемофилия, которая связана с дефектом свертывающей системы крови, вызванным отсутствием одного из двух факторов крови: фактора YIII или IX. При этом после любого ранения возникают длительные кровотечения. Известно, что из трех типов гемофилии два обусловлены генами, локализованными в X-хромосоме, и один (очень редкий) геном, чей локус находится в одной из аутосом. Эти заболевания чрезвычайно редко развиваются у женщин потому, что для этого необходимо гомозиготное состояние по данному гену. Мужчины же болеют значительно чаще потому, что, получив рецессивный аллель вместе с X-хромосомой от здоровой гетерозиготной матери, они не могут подобно женщинам противопоставить «здоровый» доминантный аллель – другой такой хромосомы попросту нет, а Y-хромосома такого гена не несет. В итоге неизбежно развивается болезнь. Таким образом, женщины-гетерозиготы являются носителями некоторых болезней (напоминаем, что большинство заболеваний вызываются рецессивными аллелями) и передают их сыновьям, однако сами не болеют.

Скромным утешением мужчинам может послужить то обстоятельство, что они эксклюзивно обладают некоторыми признаками, которых гарантированно лишены женщины. Разумеется, речь идет о признаках, контролируемых генами, расположенными именно в Y-хромосоме. Учитывая небольшие размеры этой хромосомы, а также то обстоятельство, что значительная ее часть постоянно находится в состоянии гетерохроматина, таких признаков немного. Однако они все же есть, например наличие жестких волос на ушных раковинах и более крупные зубы (вряд ли отсутствие этих

признаков смертельно огорчит женщин!). Такой тип наследования, при котором признаки непосредственно через Y-хромосому передаются от отца только к сыновьям, называется *голандрическим.* Напомним, что для описания генов (или контролируемых ими признаков), расположенных в половых хромосомах, используется термин «сцепленный с полом». И, конечно, главным является ген SRY, описанный в разделе, посвященном биологической и психосоциальной сущности пола, ответственный за формирование мужского организма.

Существует немало примеров, когда гетерогаметным оказывается не мужской, а женский пол. Именно так дело обстоит у птиц и бабочек. Для того чтобы выделить женскую гетерогаметность, половые хромосомы в этом случае обозначают другими буквами – Z и W. Соответственно, самцы будут иметь генотип ZZ, а самки – ZW.

Различие между половыми хромосомами далеко не всегда служит причиной хромосомного определения пола. Половую принадлежность может детерминировать наличие или отсутствие одной хромосомы. Именно так наследуется пол у некоторых беспозвоночных (представителей жесткокрылых, полужесткокрылых и прямокрылых насекомых, пауков, многоножек и круглых червей). Впервые это было обнаружено у клопа протенор (Protenor). Соматические клетки самок этого насекомого содержат четное количество хромосом – 14, из которых 12 являются аутосомами, а 2 названы X-хромосомами. У самцов также присутствуют 12 аутосом, но X-хромосома всего одна, поэтому общее количество хромосом становится нечетным – 13. Соответственно, во всех яйцеклетках будет находиться по 7 хромосом (одна из которых X-хромосома), тогда как одна половина сперматозоидов также будет содержать 7 хромосом (с X-хромосомой), а другая – только 6 хромосом (только аутосомы без X-хромосомы). Детерминация женского пола происходит при

слиянии гамет, имеющих по 7 хромосом, две из которых Х-хромосомы, что соответствует генотипу самки. Мужские особи развиваются при слиянии с яйцеклеткой «облегченного» сперматозоида, не имеющего Х-хромосомы.

Пол также может определять плоидность (число хромосом в наборе) не только половых хромосом, но и всех хромосом вообще. Такой способ известен для перепончатокрылых насекомых. Например, матка медоносной пчелы по своему усмотрению (оценив размеры сотовой ячейки) откладывает оплодотворенные и неоплодотворенные яйца. Из оплодотворенных яиц в дальнейшем развиваются матки или рабочие пчелы (в зависимости от ухода и кормления личинок), имеющие диплоидный набор хромосом во всех клетках. Из неоплодотворенных, а потому гаплоидных, яиц развиваются самцы – трутни. Такой механизм делает ненужным присутствие в кариотипе специфических половых хромосом. Развитие организма из оплодотворенной яйцеклетки называется *партеногенезом.*

Эпигамное (метагамное) определение пола зависит не от присутствия, соотношения или плоидности хромосом, а от интенсивности действия факторов окружающей среды, что может расцениваться как модификационная изменчивость. Ярким примером тому является детерминация пола у крокодилов. Из отложенных самкой яиц в зависимости от температуры окружающей среды могут вылупляться или юные самцы, или самки. Весьма оригинально определяется пол у морского червя бонеллии (Bonellia viridis) из типа кольчатые черви (рис. 272). Если его личинка развивается в одиночестве, то из нее вырастает подвижная самка, ведущая самостоятельный образ жизни. Однако если личинка оказывается поблизости от взрослой самки, то она оседает на ее хоботок и под влиянием выделяемого самкой гормона развивается в микроскопического самца. Затем этот самец проникает в половые пути самки

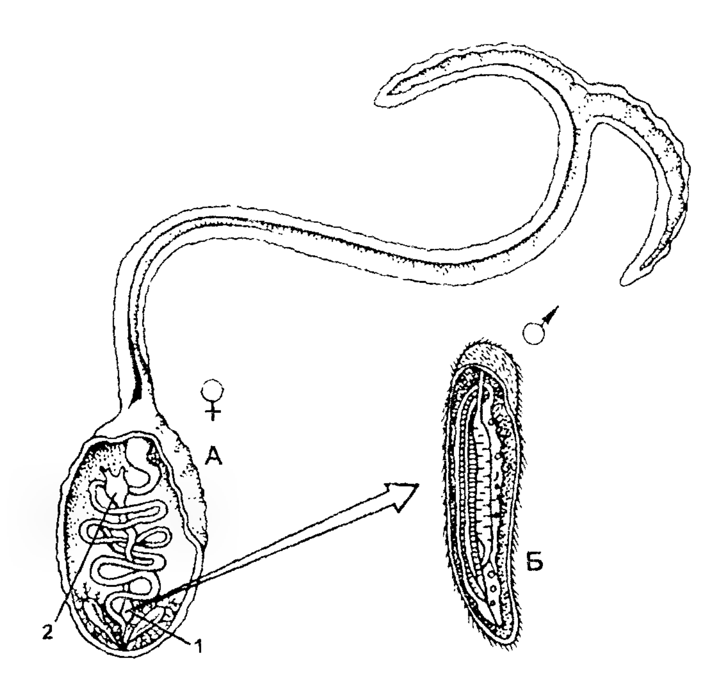


Рис. 272. *Самка и самец морского червя Bonellia viridis:*
А – самка; Б – редуцированный самец в матке самки (сильно увеличено), 1 – матка 2 – внутренние органы (по Гарднеру и соавт.)

и живет там как паразит, в связи с чем его строение сильно упрощено.

У некоторых животных в течение жизни возможно изменение пола. Так происходит у коралловых рыб лаброидов (Labroides dimidiatus). Обычно они живут небольшими группами, состоящими из самца и гарема самок. В случае гибели самца одна из самок начинает проявлять поведенческую активность самца и через некоторое время трансформируется в него морфологически.

В зависимости от постоянства отношений самцов с самками выделяют *моногамные* и *полигамные* организмы (или *моногамию* и *полигамию*). Моногамия (*греч*. monos – один, gamos – брак), или моногиния (*греч*. monos – один, gyne – женщина, жена), – это единобрачие, когда один самец оплодотворяет одну самку (к таким организмам относятся, например, лебеди, аисты, орлы,

попугаи и др.) и впоследствии обычно заботится о потомстве наравне с самкой. Полигамия (*греч.* poly – много, gamos – брак), или полигиния (*греч.* poly – много, gyne – женщина, жена), – это многобрачие (многоженство), когда самец в период размножения спаривается и оплодотворяет много самок (например, морские котики, сивучи, зебры, павианы и др.). Чаще всего полигамный самец после спаривания либо вообще не проявляет заботы о потомстве, либо она ограничивается охраной территории от других самцов и хищников.

Соотношение самцов и самок у моногамных организмов примерно одинаковое, тогда как у полигамных численность самцов серьезно ограничена. Это вполне обоснованно, потому что одного самца вполне достаточно, чтобы обеспечить оплодотворение многих самок. Именно поэтому в живой природе гаремы чрезвычайно распространены. Задача состоит лишь в том, чтобы участвующий в размножении самец был физически здоров, жизнеспособен и фертилен. Однако самцов рождается больше, чем требуется, и свое право на самок (точнее, на право оставить потомство) они вынуждены обосновывать различными способами, что делает их жизнь весьма трудной. Поэтому самцы гибнут гораздо чаще, чем самки. У разных видов ограничение численности самцов осуществляется по-разному. Пчелы попросту выгоняют трутней осенью из улья, и они гибнут. Также изгоняют молодых самцов и многие животные, ведущие групповой образ жизни. Однако у некоторых животных подобная линия доходит до абсолютных пределов и приводит к полному исключению самцов из популяций, при этом половое размножение осуществляется исключительно путем партеногенеза, а рождаются исключительно самки. Так размножаются тли, а из позвоночных – скальная ящерица.

Определение пола у растений осуществляется под контролем половых хромосом или аутосом. Как правило,

гетерогаметным является мужской пол, имеющий генотип XY, тогда как генотип женских особей XX. Однако, например, у земляники (Fragaria) и некоторых других цветковых гетерогаметен женский пол. У разных растений существует немало вариантов детерминации пола. Рассмотрим некоторые из них.

Наиболее показательно этот процесс выглядит у двудомных растений (напоминаем, что однодомными называются те растения, у которых на одной особи развиваются как мужские, так и женские репродуктивные органы, у двудомных мужские и женские органы развиваются на разных растениях). Впервые определение пола посредством хромосом у растений было произведено у печеночного мха сферокарпуса (Sphaerocarpus). Гаплоидный гаметофит (напоминаем, что мохообразные являются единственными среди высших растений, у которых в жизненном цикле преобладает гаметофитная стадия) имеет кариотип 7A+Y у мужских растений и 7A+X – у женских. После оплодотворения зигота (и развивающийся из нее диплоидный спорофит) содержит 14A+XY и 14A+XX у мужских и женских особей соответственно.

Но двудомных растений значительно меньше, нежели однодомных. Следовательно, большинство растений гермафродиты и у них одновременно присутствуют признаки обоего пола. При этом у некоторых видов образуются особи разного пола, а также гермафродитные. Например, у меландриума (Melandrium alba) пол цветка зависит не только от наличия половых хромосом, но и от степени активности отдельных участков этих хромосом. Таких участков

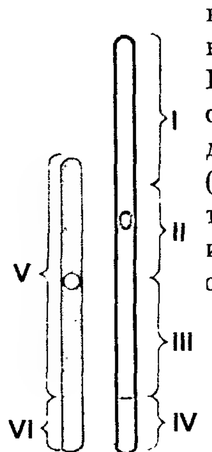


Рис. 273. *Схематическое изображение X- (слева) и Y- (справа) хромосом у меландриума (Melandrium alba):*
гомологичные сегменты показаны одинаковым цветом; I – V – условные обозначения участков хромосом (по М. Вестергаарду)

пять, причем в Y-хромосоме содержатся I – IV сегменты, а в X-хромосоме – V – VI участки (рис. 273). Участок I Y-хромосомы блокирует развитие плодолистиков, и если этот участок отсутствует или по каким-то причинам неактивен, то наряду с мужскими частями в цветке образуются и женские, т. е. развивается гермафродитный цветок. Полагают, что участок II той же хромосомы ответствен за развитие пыльников у тычинок, а участки III – IV – пыльцевых зерен (поэтому отсутствие этих участков делает мужские части цветка стерильными). В участке V, расположенном в X-хромосоме, находятся гены, определяющие развитие женских частей цветка. Активность Y-хромосомы довольно высока, поскольку особи, имеющие генотипы XXXY, развиваются по мужскому типу и только у особей с генотипом XXXXY образуются гермафродитные цветки.

У спаржи (Asparagus) мужские особи могут иметь генотипы двух типов – XY и YY, причем в обоих случаях растения одинаково жизнеспособны, следовательно, гены, содержащиеся в X-хромосоме, не всегда являются жизненно важными для организма.

У бешеного огурца (это растение интересно тем, что его созревшие плоды способны активно выбрасывать семена, если их оторвать от плодоножки, за счет огромного гидростатического давления – почти 6 атмосфер) пол определяется геном, который может находиться в трех аллельных состояниях – a^D, a^+ и a^d. Аллель a^D доминирует над другими и определяет развитие мужских особей, аллель a^+ доминирует над a^d, но рецессивен по отношению к предыдущему аллелю и определяет развитие гермафродитных растений, аллель a^d рецессивен по отношению к обоим предыдущим аллелям и детерминирует развитие женских особей (рис. 274). У разных особей возможны все варианты сочетания этих аллелей, за исключением сочетания a^Da^D, поскольку это было бы возможно лишь при скрещивании между собой мужских растений, а такого произойти не может.

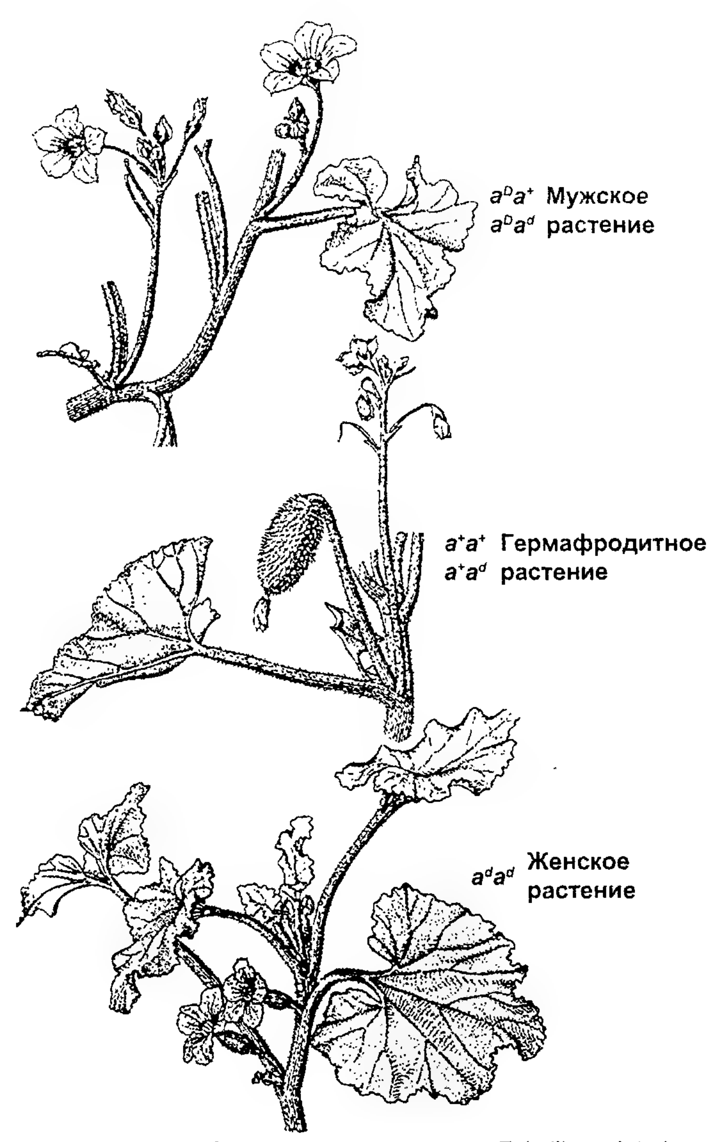


Рис. 274. За определение пола у растения *Ecballium elaterium* из семейства тыквенных ответственны три аллеля одного локуса: a^D обусловливает мужской пол; a^+ – гермафродитизм; a^d – женский пол. Аллель a^D доминантен по отношению к a^+ и a^d, аллель a^+ доминантен по отношению к a^d
(по Ф. Айала)

Наконец у некоторых растений (например, у щавеля – Rumex acetosa) Y-хромосома остается неактивной и пол определяется соотношением аутосом и X-хромосом.

Кроме генетических детерминант, на определение пола у многих растений активно влияют факторы внешней среды. Например, низкие температуры, высокое содержание в почве доступных соединений азота, высокая влажность почвы и атмосферного воздуха, освещение растений коротковолновым светом, обработка растений этиленом или окисью углерода (CO), а также фитогормоном ауксином усиливают женскую сексуализацию многих растений (прежде всего двудомных). Напротив, высокие температуры, подкормка калийными удобрениями, обработка фитогормоном гиббереллином, освещение длинноволновым светом стимулируют маскулинизацию растений.

➲ Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Что изучает генетика?
2. Какие методы общей генетики вы знаете?
3. Кто разработал гибридологический метод? Каковы его основные положения?
4. Почему не все методы общей генетики применимы к исследованию человека?
5. Какие методы генетики человека вы знаете?
6. Какие сведения можно получить с помощью генеалогического метода?
7. Что позволяет выяснить близнецовый метод?
8. На чем основывается цитогенетический метод?
9. Для чего необходим популяционный метод?
10. Что такое наследственность?
11. Что является материальным субстратом наследственности?
12. Охарактеризуйте ген.
13. Что такое признак? Всегда ли один признак контролирует один ген?

14. Что такое аллель, аллеломорфная пара?

15. Какие аллели называют доминантными и рецессивными?

16. С чем связано появление диплоидности?

17. Какие хромосомы называют гомологичными?

18. Чем отличаются половые хромосомы от аутосом?

19. Что такое кариотип?

20. Что означают понятия «геном», «генотип», «фенотип», «генофонд»?

21. Какие типы аллельного взаимодействия вы знаете?

22. Как происходит наследование признака при неполном доминировании?

23. Приведите пример кодоминирования.

24. В чем сущность экспериментов Менделя?

25. С какими растениями экспериментировал Мендель и какие признаки он изучал?

26. Какой результат получил Мендель у гибридов первого поколения?

27. Какие признаки гороха являются доминантными, а какие рецессивными?

28. Что такое анализирующее скрещивание, реципрокное скрещивание?

29. Какие результаты получил Мендель у гибридов второго поколения?

30. Что такое расщепление? У гибридов какого поколения имеет место расщепление?

31. Какие выводы сделал Мендель на основании экспериментов по моногибридному скрещиванию?

32. Что такое правило чистоты гамет?

33. Какие результаты получил Мендель при дигибридном скрещивании?

34. Какие выводы сделал Мендель на основании экспериментов по дигибридному скрещиванию?

35. Для чего нужна решетка Пеннета? Как она составляется?

36. Какие типы взаимодействия генов вы знаете?

37. Как проявляется у гибридов первого и второго поколений комплементарное взаимодействие генов? Приведите примеры.

38. Как наследуются признаки в первом и во втором поколениях гибридов при эпистазе? Чем отличается доминантный эпистаз от рецессивного?

39. Чем кумулятивная полимерия отличается от некумулятивной? Приведите примеры.

40. Кто является автором хромосомной теории наследственности? Когда она была разработана?

41. На основании результатов каких экспериментов была создана хромосомная теория наследственности?

42. Что такое сцепленное наследование? Чему соответствует количество групп сцепления?

43. Каково влияние кроссинговера на группы сцепления?

44. Какие гаметы называются кроссоверными? Некроссоверными?

45. Какое наследование называют сцепленным с полом, ограниченным полом, зависимым от пола?

46. Как происходит определение пола в природе?

47. У каких организм имеется прогамное определение пола?

48. Как осуществляется сингамное определение пола?

49. Какой пол у человека является гетерогаметным? У других организмов?

50. Как влияют факторы окружающей среды на развитие особей разного пола?

51. Какие признаки контролируют X- и Y-хромосомы?

52. Как происходит определение пола у растений?

53. Могут ли аутосомы участвовать в определении пола у растений?

54. Каким образом факторы внешней среды влияют на определение пола у растений?

55. Какие признаки стимулируют маскулинизацию растений? Феминизацию?

ИЗМЕНЧИВОСТЬ

На Земле нет двух совершенно одинаковых жизненных форм – между ними всегда имеются определенные качественные или количественные различия. Наибольшее сходство между собой проявляют особи одного вида, однако и в пределах одного вида все организмы имеют выраженные индивидуальные особенности (варианты нормы). Даже особи с одинаковыми генотипами, появившиеся в результате вегетативного размножения, различаются между собой. И клонирование не дает абсолютного сходства, поскольку на образовавшиеся организмы по-разному действуют факторы окружающей среды, вызывая формирование индивидуального фенотипа особи в соответствии с нормой реакции.

Изменчивость является обязательным и необходимым условием индивидуального развития особи. Действительно, в течение онтогенеза любого многоклеточного организма непрерывно происходит изменение его внутреннего и внешнего строения. Особенно серьезные преобразования происходят в эмбриональном периоде. Однако и в постэмбриональном периоде организм постоянно изменяется, вплоть до наступления смерти. Изменения происходят даже в течение небольшого периода жизни. Например, обильная пища или голодание приводит к изменению массы тела. Различные биологические ритмы вызывают неодинаковое состояние организма в зависимости от времени года или суток.

Каковы же материальные основы изменчивости? Их целесообразно разделить на несколько уровней. Ранее мы рассматривали и обосновывали закономерности наследования признаков, при этом постоянно указывая на гетерогенность самих признаков. Действительно, подавляющее большинство признаков имеет многочисленные альтернативные проявления, которые определяются количеством аллелей и способами взаимодействия между генами. Кроме того, в случае *плейотропии* (*греч.* pleion – больше, tropos – поворот) один ген может оказывать воздействие на проявление нескольких признаков.

Напомним, что во время мейоза происходит кроссинговер, что приводит к образованию новых комбинаций аллелей в пределах хромосом. Гомологичные хромосомы расходятся в дочерние клетки независимо друг от друга, формируя самые разнообразные комбинации материнских и отцовских аллелей. Наконец возможно структурное изменение носителя генетической информации под влиянием внешних факторов.

В зависимости от проявления различают несколько типов изменчивости. Если признаки изменились у одной особи, изменчивость называют *индивидуальной*, если сразу у группы – *групповой*. Появление изменений под воздействием действующих на определенной территории внешних факторов называется *географической* изменчивостью. При этом изменение признака у популяций, расположенных поблизости, обычно менее резкое, нежели чем у популяций, значительно удаленных друг от друга географически. Такое постепенное изменение выражения признака называется *клинальной* изменчивостью. Радикальное преобразование какого-либо признака называется *качественной* изменчивостью, а пропорциональное (признак изменяется лишь в определенной степени) – *количественной*. Если имеет место воздействие определенных специфических факторов внешней среды на генетический материал, инициирующее изменение признаков, то изменчивость называется *направленной*. Соответственно, спонтанные изменения представляют *ненаправленную* изменчивость. *Онтогенетическая* изменчивость представляет собой преобразования организма в процессе индивидуального развития. Однако, несмотря на столь разнообразные формы проявления, не все измененные признаки передаются по наследству. В соответствии с особенностями наследования изменений принято выделять два типа изменчивости: *ненаследственную* и *наследственную*. Ненаследственные изменения еще называют *модификациями* (*лат.* modificatio – установление меры).

НЕНАСЛЕДСТВЕННАЯ (ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ, ИЛИ МОДИФИКАЦИОННАЯ) ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Известно, что в зависимости от условий обитания на организм действуют различные факторы. Кроме того, интенсивность действия одних и тех же факторов может быть различной (температура, влажность, освещенность, количество и качество пищи и др.). Конечно, каждый вид занимает определенную экологическую нишу в соответствии с особенностями своей организации и по возможности не покидает ее, однако совершенно очевидно, что невозможно создать абсолютно одинаковых условий даже для двух отдельных организмов. Имеющийся в наличии любого организма генетический материал, несмотря на свою уникальность, не возник внезапно – он формировался в течение многих лет у предыдущих предковых форм в процессе постоянной борьбы за существование и отбора (выживания) носителей наиболее адаптивных сочетаний генов. Поэтому на уровне генома у каждого организма изначально заложена возможность изменяться в течение жизни, приспосабливаясь к конкретным условиям обитания. Эти изменения необязательно проявятся у потомства, если условия будут несколько иными. Поэтому их называют ненаследственными, или модификациями. Ч. Дарвин назвал такую изменчивость *определенной*, ввиду предсказуемости многих преобразований, или *групповой*, из-за сходного направления изменения рассматриваемого признака у всей исследуемой группы. Например, можно с уверенностью предположить появление загара у впервые появившихся на тропическом пляже курортников, если до этого их кожа долгое время не подвергалась воздействию прямых лучей солнца. И также смело можно ожидать появления у них же ожогов в случае слишком продолжительного воздействия этих лучей в первый день отдыха. Однако, наряду с групповым характером проявления, модификации также могут быть индивидуальны. В предыдущем

примере мы отметили тот факт, что загар, хоть и появляется у всех, все же неодинаков – это определяется внутренними свойствами организма. Также тщетно отыскать два яблока абсолютно одинаковой формы, размера и веса в целом магазине, несмотря на то, что все плоды будут иметь характерные для данного сорта особенности.

О том, что организмы могут приобретать особенности в течение индивидуального развития, было известно давно. Еще до Ч. Дарвина на это обстоятельство обратил свое самое пристальное внимание создатель первой эволюционной теории Ж. Б. Ламарк. Более того, он счел приобретаемые в онтогенезе изменения основным механизмом эволюционного процесса. Очевидной ошибкой Ж.Б. Ламарка была его убежденность в обязательном наследовании приобретенных признаков. Позднее (1865) **К. Нэгели** обнаружил, что условия произрастания некоторых альпийских растений могут до неузнаваемости изменять их внешний вид. Для этого он переносил их на хорошо возделанную почву Мюнхенского ботанического сада и выращивал там, после чего проводил сравнение с формами, растущими в горах. К. Нэгели выяснил, что растения, повторно перенесенные в горные условия, возвращают утраченные ранее признаки, однако, так же как и Ж.Б. Ламарк, он был уверен, что организмы наследуют приобретенные признаки.

Убедительные доказательства того, что полученные в течение жизни признаки не передаются по наследству, представил немецкий зоолог и дарвинист **А. Вейсман** (1913). Он просто отрезал хвосты у белых мышей, после чего скрещивал их. Если следовать логике наследования приобретенных признаков, то удаление хвоста у родителей до размножения неминуемо должно отразиться на длине хвостов потомства. Однако А. Вейсман, обследовав 1592 особи на протяжении 22 поколений и проведя тщательный статистический

анализ, пришел к выводу, что длина хвоста у потомства от прижизненного удаления его у родителей (причем до размножения) не уменьшается. Ученый объяснил это тем, что прижизненные изменения являются *сомато генными*, т.е. они затрагивают лишь соматические органы, не имеющие отношения к размножению. Тогда как передающиеся по наследству *бластогенные* изменения изменяют свойства клеток генеративных органов.

Наряду с опытами А. Вейсмана с мышами можно найти немало аналогичных примеров из жизни людей, когда они сами словно ставят на себе генетические эксперименты. Известно, что многие жители экзотических стран имеют свое представление о красоте, часто не понимаемое другими. Для этого они всячески изменяют свою внешность. Например, девочкам обувают ногу в деревянную колодку, дабы она оставалась маленькой, или с детства надевают на шею кольца, чтобы постепенно удлинить ее, подпиливают зубы или отрезают клитор – вариантов очень много! Не остаются в стороне и мужчины – они могут удлинять губы, вставляя в преддверие ротовой полости деревянную пластинку, или протыкать носы. Во многих странах молодым людям наносят шрамы в виде ритуального узора. Однако дети у таких людей неизменно рождаются обычными – с нормальными ступнями, губами, носами и не тронутой кожей. Следовательно, ни одно из таких приобретенных в ходе жизни «украшений» невозможно передать по наследству дочери или сыну и каждому из них для этого приходится прибегать к механическим вмешательствам извне. Также ясно, что сын известного культуриста с гипертрофированной мускулатурой без соответствующих тренировок не сможет обладать физическими качествами отца.

Норма реакции. Для нормального существования организм нуждается в определенном спектре факторов окружающей среды, совокупность которых составляет специфическую для каждого вида *экологическую нишу*.

Однако действующие на организм внешние факторы постоянно изменяют свою интенсивность. Меняются как абиотические (освещенность, температура, влажность и др.), так и биотические (состав и количество пищи, различные типы взаимоотношений и др.) факторы. Совершенно ясно, что, если бы организм получал жестко очерченную установку на неизменность всех своих признаков, он был бы неспособен приспосабливаться и, соответственно, выживать. Но, к счастью, на самом деле наследуется способность пластично формировать признак сообразно действующим условиям. Например, при изменении температуры окружающей среды изменяется активность биохимических реакций, листья поворачиваются вслед за движением солнца по небосводу, добиваясь тем самым оптимального освещения и т.д. Известно, например, что масса тела человека может широко варьировать и составлять от нескольких десятков до нескольких сотен килограммов, также человек может жить при разной температуре воздуха. Однако способность изменяться не абсолютна и для каждого фактора имеет место максимальная и минимальная интенсивность действия, за пределами которых происходят необратимые изменения в организме (рис. 275), влекущие за собой смерть от истощения или ожирения в первом случае и от переохлаждения или перегрева, во втором. Диапазон возможных фенотипических изменений признака (модификаций) называется *нормой реакции*. Причем для разных признаков ее

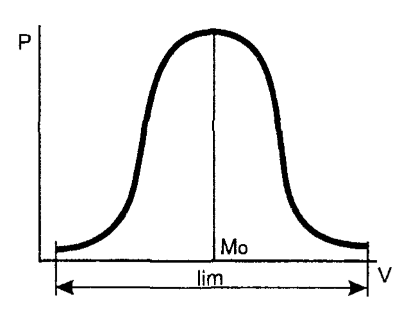


Рис. 275. *Кривая распределения модификаций признака в вариационном ряду: V – варианты признака; P – частота встречаемости вариантов признака; Mo – мода, или наиболее часто встречаемое значение признака; lim – пределы модификационной изменчивости признака (норма реакции)*

размах может быть не только широким (как в приведенных выше примерах), но и узким, например, цвет радужной оболочки глаза или определение пола у крокодилов в зависимости от температуры – пол может быть или мужским, или женским, но никаким другим.

Для каждого организма границы нормы реакции очерчены генотипом, преодолеть которые нельзя. Учитывая это, легко понять, почему люди обладают разными возможностями или почему спортсмены при одинаковых тренировках и сходном питании демонстрируют столь непохожие результаты. Однако непосредственное проявление признака зависит от среды. Те же спортсмены физически не смогут постоянно показывать наивысшие результаты. Пика формы они достигают только к соревнованиям, к которым они себя целенаправленно готовят, строго соблюдая режим, тем самым добиваясь нужных изменений состояния организма.

Окраска шерсти у гималайского кролика зависит от температуры воздуха. Так, при 30° С крольчата вырастают полностью белыми, а если температуру снизить до 20° С, у кроликов появляются пятна вокруг носа, а также чернеют лапы, уши и хвост. Добиться роста черной шерсти в нужном месте можно искусственно, если выбрить ее на интересующем участке кожи и охлаждать эту область, например льдом (рис. 276).

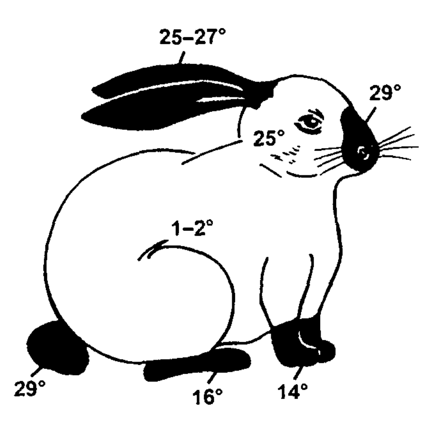


Рис. 276. *Карта температурных порогов пигментации шерсти у гималайского кролика: цифры – пороговая температура, выше которой шерсть на данном участке тела белая, а ниже – черная (по С. М. Гершензону)*

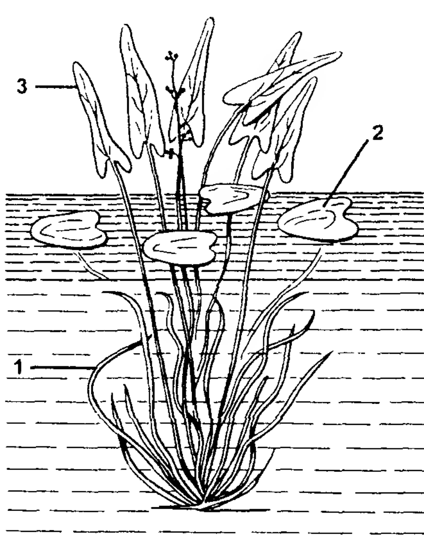


Рис. 277. *Растение стрелолиста, образующее три типа листьев:*
1 – подводные;
2 – плавающие;
3 – надводные
(по С. Г. Инге-Вечтомову)

Также в зависимости от температуры изменяется окраска лепестков на цветках примулы – с белой при 30 – 35° С на красную при 15 – 20° С. У водного растения стрелолиста в воде, на ее поверхности и в воздухе образуются листья различной формы (рис. 277). Поэтому механизм проявления признака можно рассматривать как взаимодействие генотипа с окружающей средой.

Известно, что один и тот же признак у разных особей проявляется неодинаково интенсивно. Например, ультрафиолетовые лучи вызывают потемнение кожи, однако степень пигментации может широко варьировать от едва незаметной до почти черной. Поэтому для оценки степени выраженности изучаемого признака генетики используют понятие *экспрессивность* (*лат.* expressio – выражение). Этот показатель зависит от генотипа (выявлено, что пигментация кожи интенсивнее проявляется у обладателей большего числа доминантных аллелей, контролирующих этот признак). Наряду с генотипом, на экспрессивность также влияет среда – тот же загар напрямую зависит от полученного количества ультрафиолетовых лучей. Поэтому фенотипическое проявление признака определяется взаимодействием генотипа со средой.

Однако обладание изучаемым геном далеко не всегда означает, что он проявится в фенотипе. В ряде

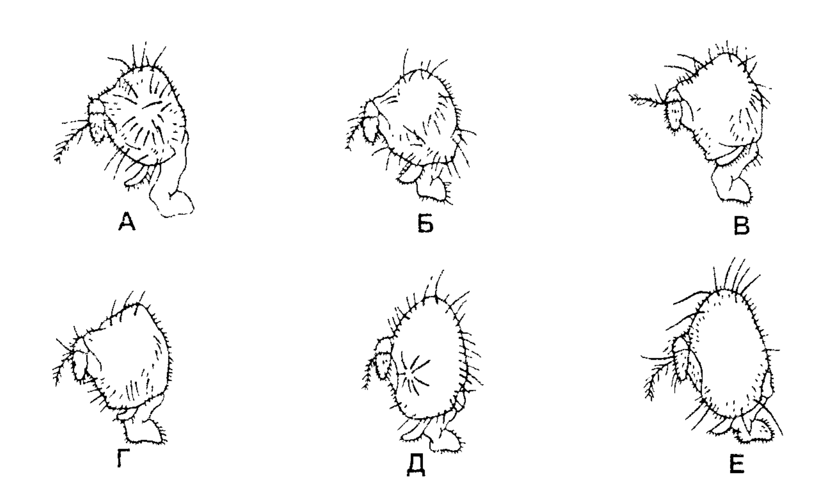


Рис. 278. *Пенетрантность и экспрессивность гена Lobe у D. melanogaster*

Для этого доминантного гена характерна варьирующая экспрессивность, размер глаза изменяется от нуля (А) до нормального (Е). Данный ген пенетрантен только у 75% носителей (А – Д) (по Ф. Айала и соавт.)

случаев этого может и не произойти. Так у дрозофил мутировавший ген Lobe (L) вызывает уменьшение размера глаз, причем с варьирующей экспрессивностью (от почти нормальных глаз до полного их отсутствия) (рис. 278). Но проявляется этот ген не у всех носителей его, а только у 75%. Следовательно, у 25% мух этот ген не проявится вовсе. Относительная доля особей, у которых проявился исследуемый признак, называется *пенетрантностью.* В разных случаях пенетрантность (*лат.* penetrare – проникать) имеет неодинаковое значение, например, у врожденного вывиха бедра она составляет лишь 20%, у сахарного диабета – 65%, а у аллелей гена, определяющего группу крови пенетрантность полная. Остается добавить, что оба термина – «экспрессивность» и «пенетрантность» – ввел в науку выдающийся отечественный генетик **Н. В. Тимофеев-Ресовский** в 1927 г.

Типы модификаций

Большинство из полученных в течение жизни преобразований являются *адаптивными*. Это вполне понятно, потому что, изменяясь, организм подстраивается под окружающую среду. В частности, животные, линяя, оптимально изменяют густоту шерсти и ее окраску. Физические нагрузки усиливают кровоснабжение функционирующих мышц, тем самым стимулируют их рост и адаптируют организм. Пигментация кожи защищает ее от ультрафиолетовых лучей. У растущих в тени растений более длинные междоузлия, что способствует увеличению общей длины побега и помогает ему достичь более освещенного верхнего яруса. Одуванчики, произрастающие в долине, обычно имеют высокий цветонос, поскольку температура ночью уменьшается не сильно. По мере увеличения высоты над уровнем моря цветонос становится короче и у горных форм его длина минимальна. Это также является адаптацией, поскольку в горах ночью холодно и плотно окруженный листьями цветок на коротком цветоносе значительно лучше защищен (рис. 279).

Рис. 279. *Адаптивные модификации у одуванчика (Taraxacum officinale):*
А – долинная; Б – на склоне гор;
В – горная (по А. Б. Георгиевскому)

Вместе с тем возможно также появление неадаптивных модификаций. Обычно они возникают, если организм оказался в необычных для его вида условиях. Так, у растения водяной гречихи развитие во влажном воздухе приводит к появлению листьев, плавающих на воде. Неадаптивные модификации называются *морфозами*. Нередко они фенотипически похожи на известные для этого вида мутации и называются *фенокопиями* (*греч*. phaino – являю, *лат*. copia – множество, запас) таких мутаций. Известно немало фенокопий у дрозофил, например, воздействие на мух соединениями бора приводит к отсутствию глаз, серебра – появлению желтой окраски тела, а ртути – появлению тонких щетинок. Интересно, что возможен и обратный процесс, когда внешнее воздействие приводит к проявлению нормального фенотипа у носителей мутировавшего гена. В качестве примера можно привести увеличение длины крыльев у дрозофил с мутацией зачаточных крыльев при воздействии на них высокой температурой.

Однако все эти изменения проявляются только при воздействии определенного фактора (физического, химического или биологического), если это воздействие прекращается, то фенотип возвращается к своему нормальному состоянию. Фенокопии сохраняются в течение всей жизни только тогда, когда преобразующий внешний фактор действует в период эмбрионального развития изменяемого органа. Но и в таком случае измененный признак не передается по наследству.

Между тем известны примеры, когда особенности, приобретенные в ходе онтогенеза под воздействием внешней среды, проявляются у потомства. Это явление обнаружил **В. Иолос**. Он воздействовал на инфузорий ядами слабой концентрации, что приводило к повышению устойчивости микроорганизмов к таким веществам. Это свойство сохранялось и у дочерних клеток, образовавшихся в результате бесполого

размножения. Однако признак исчезал после первого же полового процесса у инфузорий. Известны такие случаи и у многоклеточных. В частности, воздействие на куколок самок колорадского жука высокой или, наоборот, низкой температурой приводит к изменению окраски взрослых насекомых. Этот признак не исчезает у потомства и проявляется в течение нескольких поколений, после чего возвращается к своему обычному фенотипу. Модификационные изменения, передающиеся по наследству в течение нескольких поколений, называются *длительными модификациями.*

Значение модификаций

Следует помнить, что главная цель любого организма – выжить, чтобы оставить потомство. Однако окружающая среда всегда агрессивна, поэтому выжить нелегко. Внешние факторы постоянно меняются, но организм не способен воздействовать на них – кому под силу предотвратить землетрясение, изменить активность солнца или остановить ураган?! Поэтому остается только один выход – подстраиваться под окружающую среду с максимальной для себя пользой и, следовательно, выжить. Иными словами, если нельзя изменить среду, следует изменить себя. Осуществить это позволяет норма реакции, которая пластично адаптирует организм к изменению интенсивности внешних факторов. Поэтому необходимо подчеркнуть, что какое-либо качество наследуется не в виде конкретного и неизменного фенотипического признака, а в форме более или менее широкого диапазона возможных фенотипических вариантов. Взаимоотношения генотипа с внешней средой определяют фенотипическое проявление признака, оптимальное в данных условиях. Неадаптивные изменения – морфозы – не приносят пользы организму, но они также демонстрируют активность генотипа в ответ на воздействие извне.

Модификационная изменчивость имеет большое значение и для хозяйственной деятельности человека. Зная особенности реагирования домашних животных и культурных растений на внешние факторы, можно направленно изменять условия содержания или возделывания, чтобы получить максимально высокий экономический эффект.

➲ Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Что такое изменчивость?
2. Как проявляется изменчивость?
3. Какие виды изменчивости вы знаете?
4. Как Ч. Дарвин назвал ненаследственную изменчивость. Почему?
5. Приведите примеры ненаследственной изменчивости.
6. Происходит ли при ненаследственной изменчивости изменение наследственного материала?
7. Что является причиной ненаследственной изменчивости?
8. Какова роль генотипа в формировании модификаций?
9. Что такое норма реакции? Чем она ограничена?
10. Что такое экспрессивность?
11. Что такое пенетрантность?
12. Какие типы модификаций вы знаете?
13. Почему большинство модификаций являются адаптивными?
14. Что такое морфозы?
15. Что такое фенокопии?
16. Расскажнет о длительных модификациях. В чем они проявляются?
17. В чем состоит значение модификаций?
18. Какое значение имеют модификации для хозяйственной жизни человека?

НАСЛЕДСТВЕННАЯ (ГЕНОТИПИЧЕСКАЯ) ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Сюда относят те изменения признаков, которые передаются по наследству и впоследствии проявляются у потомства. Ч. Дарвин назвал такой тип изменчивости *неопределенной*, или *индивидуальной*, поскольку изначально невозможно определить, какие появятся изменения, кроме того, они всегда индивидуальны. Различают два типа наследственной изменчивости: *комбинативную* и *мутационную*.

Комбинативная изменчивость

Этот тип изменчивости возникает при сочетании имеющихся генов и их аллелей в процессе осуществления различных этапов полового размножения. Важно помнить, что при этом **не происходит никаких химических преобразований непосредственного носителя наследственной информации – молекул ДНК.** Следовательно, **комбинативная изменчивость не приводит к появлению новых генов или их аллелей** – у потомков проявляются признаки родителей и их предков, но в разных сочетаниях. Элементарной (наименьшей) единицей рекомбинаций генетического материала, вызывающей появление новых сочетаний, является *рекон*, который соответствует паре нуклеотидов двухцепочечной молекулы ДНК или одному нуклеотиду в одноцепочечных молекулах нуклеиновых кислот вирусов. Рекон нельзя разделить в процессе кроссинговера, и он всегда передается целиком. Комбинация наследственного материала у эукариот достигается тремя способами:

1. Рекомбинацией генов в процессе кроссинговера во время профазы первого деления мейоза, когда гомологичные хромосомы обмениваются участками, в результате появляются хромосомы с новыми сочетаниями аллелей (следует отметить, что кроссинговер приводит к новому сочетанию признаков лишь в том случае, если

в гомологичных хромосомах содержатся различные аллели гена – например, зеленая или желтая окраска семян, если же аллели одинаковые, то, несмотря на обмен участками, выражение признака не изменится);

2. Независимым расхождением хромосом в анафазе первого деления мейоза, когда материнские и отцовские хромосомы расходятся в дочерние клетки в случайном порядке, что приводит к самым разнообразным комбинациям этих хромосом, и в результате все образовавшиеся при мейозе гаметы имеют между собой генетические различия;

3. Случайным характером встреч гамет при оплодотворении.

У прокариот отсутствует половое размножение в привычном понимании этого процесса. Однако при определенных условиях и у них также имеет место рекомбинация наследственной информации, причем как ДНК нуклеоида, так и цитоплазматической ДНК – плазмид (более подробно о плазмидах рассказано в разделе, посвященном генетическому аппарату прокариот).

Во-первых, бактерии могут в одностороннем порядке передавать генетический материал в процессе *коньюгации*, открытой в 1946 г. **Дж. Ледербергом** и **Е. Тейтумом**. Суть его состоит в переносе особой кольцевой молекулы ДНК, называемой *F-фактором* (англ. fertility – плодовитость), или *половым фактором* (*фактором фертильности*), из клетки-донора (ее называют поэтому «мужской») в клетку-реципиент, не имеющую такой фактор (ее, соответственно, называют «женской»). При этом F-фактор попадает в «женскую» клетку не целиком, а в виде одной цепи ДНК, которая специально для этой цели реплицируется. Перенос цепи ДНК осуществляется в результате непосредственного контакта между бактериальными клетками через специальные *F-пили* (или *половые пили*). В дальнейшем в «женской» клетке достраивается вторая цепь, и полученная ДНК приобретает свойственную всем клеточным организмам двухцепочечную организацию. Иногда происходит интеграция ДНК F-фактора в большую хромосому

бактериальной клетки, тогда при коньюгации переносится вся ДНК клетки. Коньюгация возможна у бактерий одного вида, при определенных условиях она может быть прервана (рис. 280).

Во-вторых, у бактерий возможен перенос изолированной ДНК из одних клеток в другие. Это происходит в процессе *трансформации* (*лат.* transformatio – преобразование, превращение). В отличие от коньюгации, при трансформации для обмена генетическим материалом не требуется прямого контакта между бактериальными клетками. Для восприятия донорской ДНК клетка-реципиент должна находиться в состоянии *компетентности*, которая возникает у части клеток в середине логарифмической фазы роста под воздействием вырабатываемого в этом периоде особого белка. После проникновения в клетку донорская ДНК теряет одну цепь (она разрушается), а вторая встраивается в нуклеоид клетки-реципиента (напоминаем, что нуклеоид – участок цитоплазмы, где находится ДНК прокариотической клетки), причем в этом участке нуклеоид становится диплоидным. Однако такая частичная диплоидность недолговременна. Впоследствии клетка с рекомбинантным генетическим материалом делится и передает одной дочерней клетке исходный нуклеоид, а другой – рекомбинантный. У некоторых бактерий трансформация возможна только между клетками одного вида, другие же способны воспринимать и ДНК других бактерий при условии, что донорская ДНК будет иметь примерно сходную последовательность нуклеотидов. Явление трансформации впервые установлено **Ф. Гриффитом** в 1928 г. Позднее (1944) **О. Эвери, К. Мак-Леод** и **М. Мак-Карти** выделили трансформирующий фактор и, к удивлению научной общественности, доказали, что это была ДНК (в то время ученые всерьез полагали, что носителем наследственной информации вероятнее всего являются сложные молекулы белка и уж никак не нуклеиновые кислоты с их относительно простой организацией). Это было первым строгим доказательством причастности ДНК к наследственному материалу.

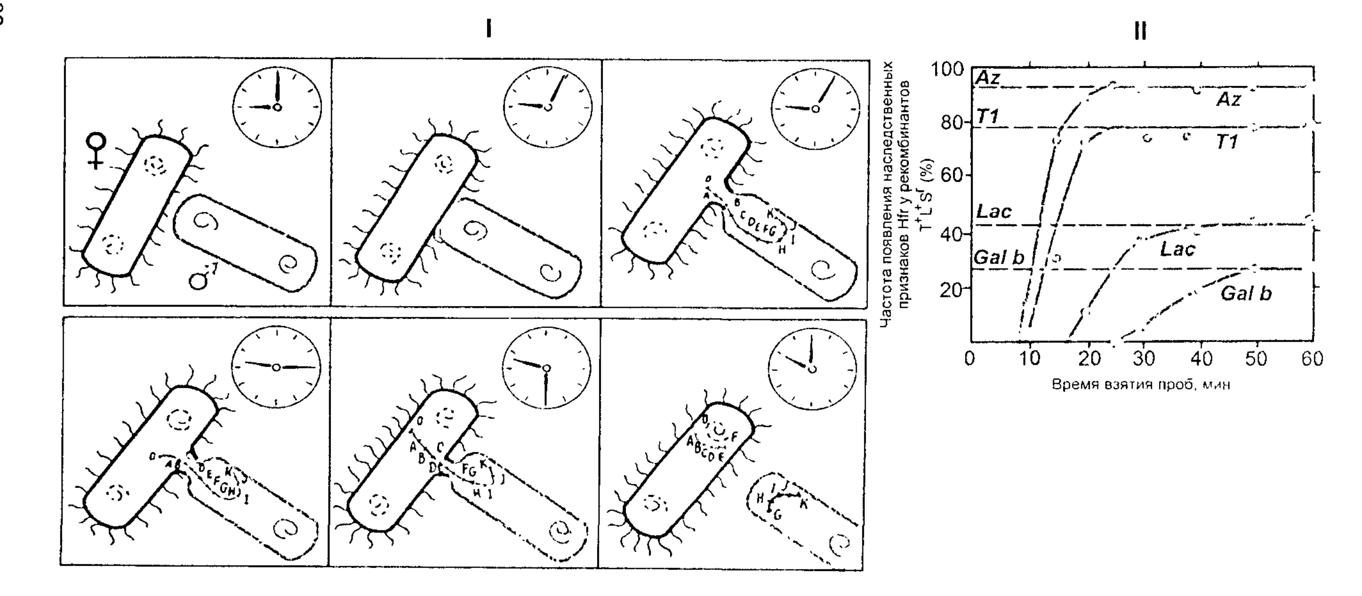


Рис. 280. *Опыт Ф. Жакоба и Е. Вольмана по прерыванию конъюгации:*
I – схема эксперимента; II – зависимость появления рекомбинантов от времени конъюгации (по Ф. Жакобу и Е. Вольману)

В-третьих, генетическая комбинация у прокариот происходит в случае *трансдукции* (*лат.* transductio – перемещение). Сущность этого процесса (открытого в 1951 г. **Н. Зиндером**) состоит в переносе бактериальной ДНК из одной клетки в другую посредством фагов. Как мы уже отмечали (см. раздел, посвященный вирусам), ДНК умеренных фагов может встраиваться в бактериальную ДНК, делая таким образом клетку невосприимчивой к другим таким же (или родственным) фагам. Бактерии – носители фагов называются лизигенными. Связь фага с клеточной ДНК довольно прочна, однако возможна дезинтеграция фага. Нередко при этом фаг захватывает и часть бактериальной ДНК. Впоследствии фаг проникает в новую клетку и, интегрируясь в ее нуклеоид, передает этой клетке ДНК другой бактерии. Трансдукция бывает трех типов: *общая* (*генерализованная, неспецифическая*), *специфическая* и *абортивная*. При общей трансдукции возможен перенос любого участка бактериальной ДНК. Тогда как при специфической трансдукции осуществляется перенос лишь определенных сцепленных генов, детерминирующих способность утилизации галактозы (галактозный локус), однако не затрагиваются другие гены. Если переносимый фагом участок клеточной ДНК не интегрируется в нуклеоид клетки-реципиента и остается в цитоплазме, то это будет случай абортивной трансдукции. При этом в процессе деления клетки трансдуцируемые гены попадают лишь в одну дочернюю клетку, а вторая оказывается лишенной их. Таким образом, например, передается ген, определяющий формирование жгутиков. Абортивная трансдукция встречается значительно чаще (в десять раз), чем другие типы трансдукции.

Таким образом, различные механизмы комбинативной изменчивости приводят к тому, что каждая зигота имеет уникальный набор наследственной информации. Именно этим можно объяснить имеющиеся различия между потомками одних родителей. Рекомбинация генетического материала имеет чрезвычайно важное

значение в эволюционном процессе, поскольку она создает неисчерпаемое разнообразие генотипов, что делает популяцию гетерогенной. Появление неодинаковых, а следовательно, неравноценных организмов одного вида открывает широкие возможности для естественного отбора оставлять лишь наиболее удачные сочетания наследственных признаков. Поскольку новые организмы со временем также включаются в половое размножение, процесс совершенствования генетического состава идет непрерывно.

Мутационная изменчивость

В отличие от комбинативной изменчивости, обязательным условием *мутационной изменчивости* является качественное изменение наследственного субстрата. В результате происходит образование новых аллелей или, напротив, утрата уже имеющихся. Это приводит к появлению у потомков принципиально новых признаков, отсутствующих у родителей.

Впервые возможность одномоментного качественного изменения наследственных признаков показал **С. И. Коржинский** (1899), однако основные положения теории мутаций изложил **Г. де Фриз** в работе «Мутационная теория» (1901 – 1903). Именно он ввел термин *мутация* (*лат.* mutatio – изменение, перемена) для обозначения скачкообразного, прерывного изменения наследственного признака. Поэтому Г. де Фриза считают основателем данного направления генетики. Основные положения его теории и сейчас, по прошествии ста лет, во многом сохранили свое значение. Тезисно они выглядят следующим образом:

1. Мутации возникают внезапно, без промежуточных стадий, как скачкообразное изменение признака;

2. Появившиеся новые формы проявляют устойчивость и передаются по наследству;

3. Мутации отличаются от ненаследственных изменений тем, что не образуют непрерывных рядов и

не группируются вокруг определенного «среднего типа»; мутации – это качественные изменения.

4. Мутации очень разнообразны, среди них есть как полезные для организма и вида, так и вредные;

5. Возможность обнаружения мутаций зависит от числа проанализированных особей;

6. Одинаковые мутации могут возникать неоднократно.

Фактический материал для теории мутаций Г. де Фриз получил в серии опытов с растением ослинник, или энотера (Oenothera lamarkiana). Самое удивительное состоит в том, что в действительности он исследовал не мутации, а *проявление комбинативной изменчивости*, поскольку изучаемые им формы в результате оказались сложными гетерозиготами. В очередной раз наука обогатилась блестящей теорией благодаря казусу! Однако здесь не обошлось без оплошностей. Полученные данные позволили Г. де Фризу ошибочно считать, что появление новых видов всегда связано со внезапными мутациями, причем вид при этом возникает сразу без участия естественного отбора. Ранее к похожему мнению пришел С.И. Коржинский в работе «Гетерогенезис и эволюция» (1899), такие взгляды на возникновение новых видов получили название *мутационизм.*

В дальнейшем В. Иогансен получил неопровержимые доказательства появления мутаций в опытах на чистых (гомозиготных) линиях фасоли и ячменя (1908 – 1913). Все последующие годы мутации активно исследовались многими выдающимися учеными, в результате это привело к широкому практическому использованию полученных данных в медицине и хозяйственной деятельности человека. Выявлено, что мутационной изменчивости подвержены все формы клеточных организмов, а также вирусы. В настоящее время термином «мутация» принято обозначать **любые изменения наследственного материала, передаваемые по наследству.** Признак, который имелся до изменения, называется *диким*, и измененный – *мутантным.*

Классификация мутаций

Единой классификации мутаций не существует, и разделение наследственных изменений на группы осуществляется по многим показателям.

По характеру изменения наследственного материала мутации подразделяются на *генные*, *хромосомные* и *геномные*. В зависимости от направления мутации бывают *прямыми* (из дикого типа возникает мутантный) и *обратными* (*реверсии* – *лат.* reversio – возвращение, возврат), когда мутация приводит к ранее существовавшему дикому типу. При этом важно помнить, что строго дикого типа в природе вообще не бывает, поскольку любой ныне дикий аллель когда-то также появился в результате мутации аллеля более раннего дикого типа, который, в свою очередь, возник сходным образом. По проявлению в гетерозиготном состоянии генотипа мутации могут быть *доминантными* (если мутантный аллель всегда проявляется) и *рецессивными* (если мутантный аллель проявляется только в гомозиготном состоянии; большинство мутаций, сохранившихся в ходе естественного отбора, являются именно рецессивными). В зависимости от участия человека различают *спонтанные* мутации, которые возникают в природных условиях без влияния со стороны человека, и *индуцированные* (*лат.* inductio – наведение, побуждение) мутации, возникшие на фоне направленного воздействия каких-либо факторов на генетический материал по замыслу экспериментатора. По степени влияния на жизнедеятельность организма мутации делят на *полезные*, *нейтральные* и *вредные* (крайним выражением такого рода мутаций являются *летальные* мутации). Такие характеристики мутаций являются универсальными, т.е. они применимы ко всем организмам.

Для отдельных форм также применимы более конкретные классификации. В зависимости от локализации в клетке мутации могут быть *ядерными* и

цитоплазматическими (изменения ДНК митохондрий и пластид у эукариот, а у прокариот – плазмид). В зависимости от типа клеток: мутации, происходящие в соматических клетках, называются *соматическими* (следует отметить, что этот тип мутаций не передается потомству при половом размножении), происходящие в половых клетках – *генеративными*. По фенотипическому проявлению мутации подразделяются на *морфологические*, *физиологические*, *биохимические*, *поведенческие* и др. Кроме перечисленных выше, существует немало более частных классификаций мутаций, основанных на каком-либо узком показателе, однако мы их оставим без внимания, так как это предмет специальной литературы. Ниже мы более подробно рассмотрим наиболее важные мутации.

Генные (точечные) мутации, или трансгенации

Генные мутации представляют собой неопределяемые цитологическими методами химические изменения нуклеиновой кислоты в пределах отдельных генов. Эти изменения могут выражаться в нарушении пар нуклеотидов и сдвиге рамки считывания. В результате при транскрипции появляется измененная mРНК и, соответственно, полипептид с иной последовательностью аминокислот при трансляции. Напоминаем, что именно определенная последовательность аминокислот определяет особую структурную укладку молекулы полипептида, что обеспечивает специфические свойства белка. Изменение последовательности нуклеотидов при генной мутации, таким образом, приводит к появлению иного белка с другими функциями. Генные мутации часто являются причиной наследственных болезней, связанных с изменением обмена веществ.

Наименьшая часть молекулы нуклеиновой кислоты, изменение которой приводит к появлению нового признака (или преобразованию уже существующего),

называется *мутоном*. Установлено, что мутон соответствует паре нуклеотидов в двухцепочечной молекуле ДНК или одному нуклеотиду в одноцепочечной молекуле нуклеиновой кислоты у вирусов. Соответственно этому генные мутации, охватывающие один сайт генного локуса, называются *односайтовыми*, несколько – *многосайтовыми*. В результате генных мутаций происходит изменение аллелей генов и их количество в генофонде популяции (и вида в целом) возрастает. Это приводит к *множественному аллелизму*. Напоминаем, что это понятие относится исключительно к генофонду, поскольку отдельная особь не может одновременно содержать более двух разных аллелей отдельного гена в гетерозиготном состоянии, а в гомозиготном состоянии оба аллеля одного гена одинаковы. Примером тому служит серия аллелей, определяющих окраску глаз у дрозофилы – красная (дикий тип), белая, вишневая, абрикосовая, эозиновая, цвета слоновой кости и т.д. (всего более десяти).

Генные мутации являются самыми распространенными – до 10% половых клеток у растений и животных имеют их. Однако вероятность мутации отдельного гена очень мала – в среднем 10^{-5} – 10^{-7} (табл. 49), поэтому высокую относительную долю гамет, несущих измененный генетический материал, следует отнести к огромному количеству генов в геноме.

Как мы уже отмечали выше, генные мутации выражаются двумя способами: при изменении пар нуклеотидов и при сдвиге рамки считывания. Изменение нуклеотидной последовательности может быть в виде транзиции или трансверсии (рис. 281). В случае *транзиции* (*лат.* transitus – переход) одно пуриновое основание в паре нуклеотидов заменяется на другое пуриновое, а пиримидиновое, соответственно, на другое пиримидиновое. Например:

А (пурин) *Т (пиримидин)* → **G (пурин)** *С (пиримидин)*,
GC → AT, TA → CG и CG → AT.

Таблица 49

Частота спонтанного мутирования некоторых генов у различных организмов
(по С. Г. Инге-Вечтомову)

Организм (признак)	Частота мутаций на геном за генерацию
Бактериофаг Т2	
Круг хозяев	3×10^{-9}
Escherichia coli	
Устойчивость к стрептомицину	4×10^{-10}
Зависимость от стрептомицина	1×10^{-9}
Чувствительность к фагу Т1	2×10^{-8}
Устойчивость к фагу Т1	3×10^{-9}
Усвоение галактозы	1×10^{-10}
Ферментация лактозы	2×10^{-7}
Потребность в гистидине	2×10^{-8}
Восстановление прототрофности по гистидину	2×10^{-6}
Salmonella typhimurium	
Восстановление прототрофности по триптофану	5×10^{-8}
Чувствительность к стрептомицину	1×10^{-10}
Staphilococcus aureus	
Чувствительность к сульфатиазолу	1×10^{-9}
Ослабленная окраска	3×10^{-5}
Homo sapiens	
Анаридия (отсутствие диафрагмы)	5×10^{-6}
Ретинобластома (опухоль сетчатки)	1×10^{-5}

Организм (признак)	Частота мутаций на геном за генерацию
Chlamydomonas reinhardtii	
Устойчивость к стрептомицину	1×10^{-6}
Neurospora crassa	
Восстановление прототрофности по аденину	4×10^{-8}
Восстановление прототрофности по инозиту	8×10^{-8}
Zea mays	
Морщинистые семена	1×10^{-6}
Пурпурные семена	1×10^{-5}
Сахарный эндосперм	2×10^{-6}
Drosophila melanogaster	
Белые глаза	4×10^{-5}
Желтое тело	1×10^{-4}
Расщепленные щетинки	3×10^{-5}
Вырезка на крыле	$1{,}5 \times 10^{-4}$
Коричневые глаза	3×10^{-5}
Mus musculus	
Коричневая окраска	8×10^{-6}
Альбинизм	3×10^{-5}
Пегость	3×10^{-5}
Гемофилия А	3×10^{-5}
Ахондроплазия (карликовость)	$4 - 8 \times 10^{-5}$
Нейрофиброматоз	2×10^{-4}
Альбинизм	3×10^{-5}
Микроцефалия	3×10^{-5}

Примечание. Здесь понятие «генерация» соответствует репликации генома (одно деление) для клеток и вирусов и одному половому поколению для многоклеточных.

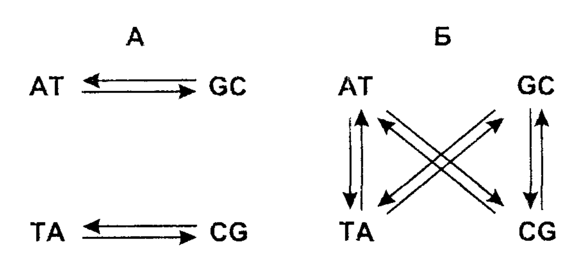


Рис. 281. *Типы точковых мутаций:*
А – транзиции; Б – трансверсии

При *трансверсии* (*лат.* trans – сквозь, через, versio – видоизменение), напротив, пуриновое основание замещается пиримидиновым, а пиримидиновое, соответственно, пуриновым:

А (пурин) *Т (пиримидин)* → *С (пиримидин)* **G (пурин),**
AT → TA, GC → CG, CG → AT.

Транзиции могут возникать при репликации ДНК. Одной из причин этого являются *таутомерные формы* азотистых оснований. *Таутомеризация* (*греч.* tauto – тот же самый, meros – часть) представляет собой динамическую изомерию, при которой переносится какая-либо подвижная атомная группа, в результате чего изменяется электронная плотность и, соответственно, химические свойства молекулы. У азотистых оснований это приводит к изменениям в формировании водородных связей между собой. При этом аденин, приобретая качества другого пуринового основания – гуанина, образует не две водородные связи (как это ему свойственно в нормальном состоянии), а три. Соответственно, гуанин, приобретая свойства аденина, образует две связи, а не три. Также меняются свойствами пиримидиновые основания – тимин образует не две связи, а три, тогда как цитозин – две, а не три. Например, будучи в нормальной аминной форме, аденин спаривается с тимином, однако в иминной форме он образует три водородные связи и спаривается с цитозином. Другое основание – 5-бромурацил, который в нормальной

кетоформе образует две водородные связи, спаривается с аденином (вместо тимина, аналогом которого он является), но он также может встречаться в енольной форме. Тогда это основание образует три водородные связи и спаривается уже с гуанином (рис. 282, 283). В процессе репликации изменившие свои свойства нуклеотиды могут образовывать неправильные пары, что приводит к *ошибкам репликации* (в случае ошибочного спаривания) или *ошибкам считывания* (мутациям).

Кроме таутомеризации, определяющей спонтанные транзиции, возможно появление этих мутаций в результате дезаминирования азотистых оснований. Эти реакции могут быть индуцированы воздействием азотистой кислоты. Данное неорганическое соединение дезаминирует аденин и цитозин, что приводит к появлению транзиций AT $\rightarrow$ GC и GC $\rightarrow$ AT. Азотистая кислота также дезаминирует и гуанин, однако образовавшийся при этом ксантин не вызывает появления мутаций, поскольку, как и гуанин, он спаривается с цитозином.

Причинами мутаций в пределах гена, сопровождаемых изменением нуклеотидов, кроме того, могут быть спонтанные перестройки атомных групп, входящих в состав нуклеотида. Например, при неиндуцированном дезаминировании цитозина образуется урацил, что приводит к возникновению измененных пар GU (вместо GC). Такие ошибки обычно распознаются системой восстановления (репарации) генетического материала и исправляются. Намного труднее исправляются ошибки, возникшие при дезаминировании 5-метилцитозина. Образовавшийся при этом тимин легко встраивается в нуклеиновую кислоту и не распознается, поскольку является естественным компонентом ДНК. В результате место нормальной пары GC занимает измененная – GT, что может привести к последующим серьезным нарушениям в геноме.

Мутации, сопровождаемые изменением или заменой оснований в нуклеиновой кислоте, составляют примерно 20% общего числа генных мутаций. Значительно

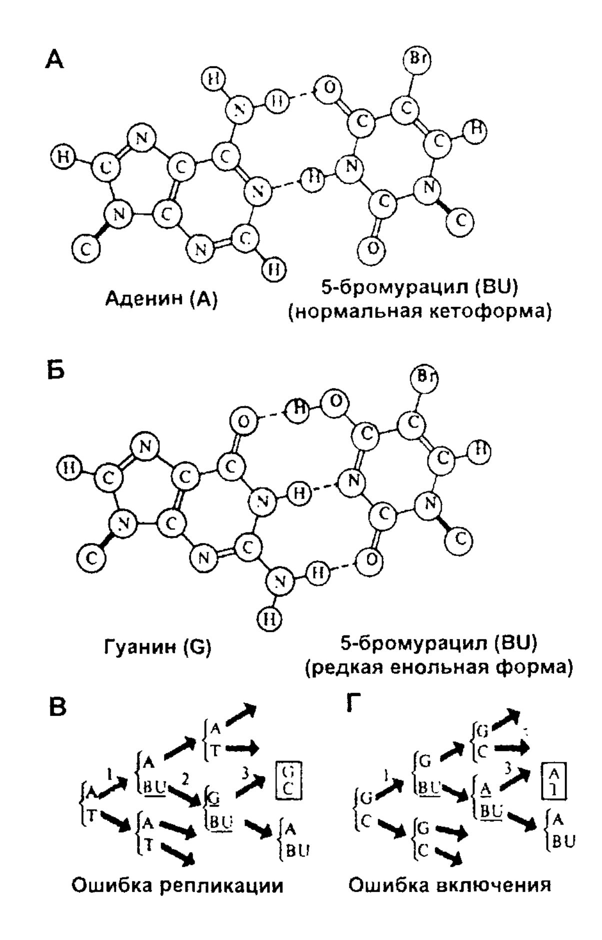


Рис. 282. *Механизм мутагенного действия 5-бромурацила:*
А – спаривание 5-бромурацила (BU) с аденином и Б – с гуанином (внизу – два механизма индукции транзиций); В – ошибка репликации, состоящая в том, что BU включается при репликации (1) на место Т, а затем спаривается, находясь в редкой енольной форме, с G (2); в третьем цикле репликации (3) G нормально спаривается с С, и таким образом завершается переход АТ → GC. Г – ошибка включения, состоящая в том, что BU в редкой енольной форме спаривается с G (1), а затем в обычной кетоформе спаривается с А (2); в третьем цикле репликации (3) А нормально спаривается с Т, и таким образом завершается переход GC → АТ (по Г. Стенту, с дополнениями С. Г. Инге-Вечтомова)

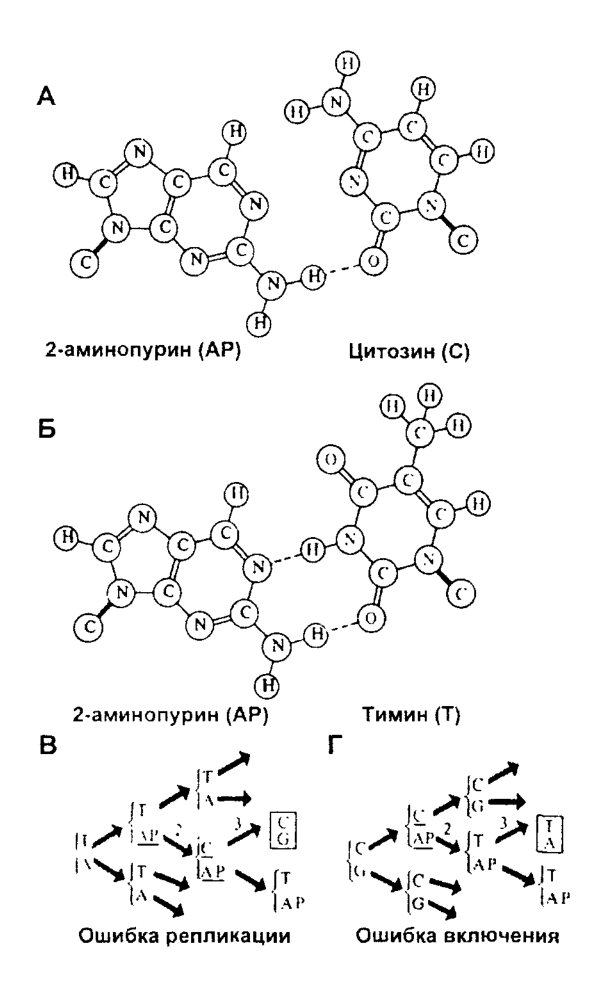


Рис. 283. *Механизм мутагенного действия 2-аминопурина. Спаривание 2-аминопурина с цитозином (А) и тимином (Б). Внизу – два механизма индукции транзиций. В – ошибка репликации, состоящая в том, что АР включается при репликации (1) на место А, а затем спаривается с С (2); в третьем цикле репликации (3) С нормально спаривается с G, и таким образом завершается переход AT → GC. Г – ошибка включения, состоящая в том, что АР спаривается с С (1), а затем нормально спаривается с Т (2); в третьем цикле репликации Т спаривается с А, и таким образом завершается переход GC → AT (по Г. Стенту, с дополнениями С. Г. Инге-Вечтомова)*

Таблица 50

Иллюстрация смысла терминов «замена основания» и «сдвиг рамки»

		Тип мутационного события
AAAA	GGG	Исходный вариант (мутации нет)
AACA	GGG	Замена
AAAAG	GG	Сдвиг рамки делецией
AAAA	CGGG	Сдвиг рамки вставкой

чаще происходят мутации, обусловленные *сдвигом рамки считывания*. Их механизм состоит в *выпадении имеющихся* (делеция) или *вставки лишних пар нуклеотидов* (табл. 50).

Хромосомные мутации (перестройки, или аберрации)

Этот тип мутаций представляет собой внутрихромосомные изменения или межхромосомные обмены. Хромосомные перестройки встречаются только у эукариот, поскольку лишь они обладают дискретными линейными хромосомами. У прокариот и тем более вирусов генетический материал имеет иную структурную организацию (см. разделы, посвященные прокариотической клетке и вирусам). Они могут возникать как спонтанно, так и под инициирующим воздействием мутагенов. В ходе любых хромосомных перестроек сначала происходит разрыв хромосомы, а затем осуществляется соединение фрагментов. Причем выделенные фрагменты либо удаляются и утрачиваются, либо встраиваются в ту же или в другую хромосому.

Внутрихромосомные перестройки представляют собой различного типа структурные изменения в пределах одной хромосомы (рис. 284). Потеря участка хромосомы называется *делецией* (или нехваткой) – ABC**D**EFGH → → ABCEFGH (выделен утраченный ген). Впервые делецию одной из хромосом у дрозофилы обнаружил **К. Бриджес (1917)**, причем это было первым открытием явления хромосомных мутаций вообще. В результате этой делеции у мух появляются вырезки края крыла. Нехватка

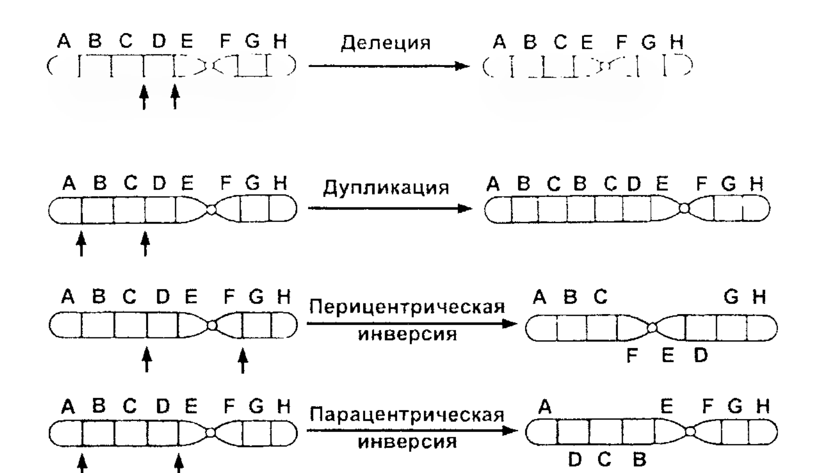


Рис. 284. *Различные типы внутрихромосомных перестроек*

концевого участка хромосомы называется *дефишенси* – ABCDEFG**H** → ABCDEFG (выделен утраченный ген). Нехватки хромосом могут быть большими и малыми. Большие обычно летальны в гомозиготном состоянии (или гемизиготном состоянии, если отсутствует участок единственной X-хромосомы у мужчин). Причина этого, по-видимому, состоит в том, что при делеции утрачивается слишком большое количество генов, определяющих развитие органов и реализацию жизненно важных функций организма. Жизнеспособность гетерозигот объясняется тем, что имеется возможность проявления генов, локализованных в неповрежденной гомологичной хромосоме.

У человека делеция в коротком плече пятой хромосомы в гетерозиготном состоянии служит причиной болезни «кошачьего крика» (см. далее рис. 307). Это заболевание сопровождается характерным «мяукающим» криком младенцев, а также малым размеров головы (микроцефалия) и умственной отсталостью. Больные дети очень редко доживают до 10 – 12 лет. Известны также и другие тяжелые заболевания, которые развиваются у человека при делеции хромосом (также в гетерозиготном состоянии).

Возникновение делеций связано с разрывами в хромосоме. Если это происходит не на конце, а в средней части хромосомы, то разорванные участки соединяются и хромосома укорачивается. Выпадение одновременно обоих концевых участков приводит к образованию кольцевой молекулы (напоминаем, что на каждом конце хромосом располагаются теломеры, которые, кроме других функций, также препятствуют «слипанию» концов хромосомы, как это имеет место у прокариот). Если из хромосомы выделяется крупный участок, то он, в свою очередь, может замкнуться в кольцо (рис. 285). Утраченные фрагменты хромосом неизбежно разрушаются при делении клетки, поскольку они не обладают центромерами. Напоминаем, что центромеры являются местом инициации роста кинетохорных микротрубочек и, не имея их, участки хромосом любых размеров не способны встраиваться в метафазную пластинку и, соответственно, распределяться по дочерним клеткам при анафазе.

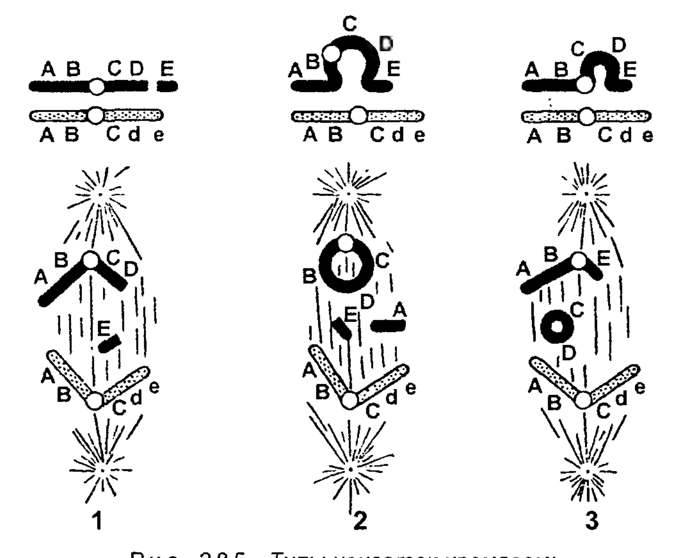


Рис. 285. *Типы нехваток хромосом:*
1 – концевая нехватка; 2 – две концевые нехватки, приводящие к образованию кольца; 3 – внутрихромосомная нехватка (по М. Е. Лобашеву)

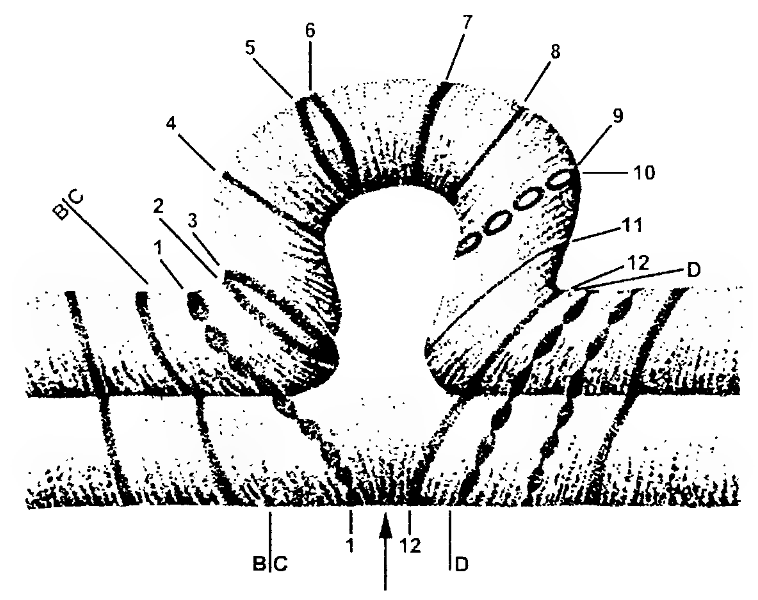


Рис. 286. *Петля, образующаяся при гетерозиготности по делеции в хромосомах слюнных желез дрозофилы. Изображен лишь участок конъюгирующих X-хромосом личинки, гетерозиготной по Notch. В нижней хромосоме отсутствует участок между 3C2 и 3C11, в результате чего участки 3C1 и 3C12 оказались рядом (по Ф. Айала и соавт.)*

Делеции можно обнаружить цитологическими методами – обычно по наличию петли, которая образуется при конъюгации гомологичных хромосом в зиготене профазы первого деления мейоза (рис. 286).

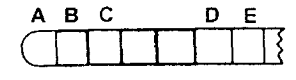
Дупликации (или повторы) представляют собой повторение какого-либо участка хромосомы. Повторяющиеся участки образуют *тандемы*, которые могут быть прямыми, если последовательность генов в них идет в одном направлении – A**BCBC**DEFGH, или обращенными (инвертированные), если последовательность генов в повторяющихся участках противоположна – A**BCCB**DEFGH (рис. 287). Дупликация, расположенная на конце хромосомы, называется *концевой* – **ABAB**CDEFGH. Многократные повторы (более двух раз) называются *мультипликациями* (или *амплификациями*) – AB**CDCDCD**EFGH (во всех примерах выделены повторяющиеся участки).

Нормальная хромосома

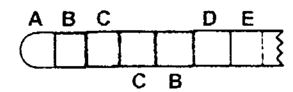


ДУПЛИКАЦИИ

Прямая тандемная



Обращенная тандемная



Концевая

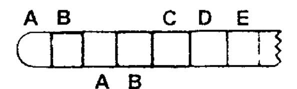


Рис. 287. *Основные типы дупликаций*

Примером фенотипического проявления дупликации может служить уменьшение размеров глаз у дрозофилы (в связи с уменьшением числа омматидиев в сложных фасеточных глазах насекомого) – рис. 288. В наибольшей степени уменьшение глаз проявляется у гомозиготных самок и самцов, поскольку мутация происходит в X-хромосоме. Однако и у гетерозиготных самок глаза меньше дикого типа, поскольку наследование этого признака идет по принципу неполного доминирования.

Основной причиной появления дупликаций (и делеций тоже!) является разрыв хромосом. К этому могут привести самые разные факторы: ионизирующая радиация, химические мутагены, вирусы и др. Однако основной причиной разрывов и последующих мутаций генетики считают *неравный кроссинговер*. Он возникает при неправильной конъюгации гомологичных хромосом в фазе зиготены профазы первого деления мейоза (рис. 289).

Дупликации значительно менее опасны для жизнедеятельности организма, нежели делеции, поскольку здесь не происходит утраты генетической информации. Более того, повторы генов могут даже быть полезны. Например, парные гены определяют синтез полипептидов гемоглобина человека. Эти мутации весьма часты – примерно 10% генома мыши представляют собой повторяющиеся участки (значительная их часть остается в нетранскрибируемом гетерохромтатине).

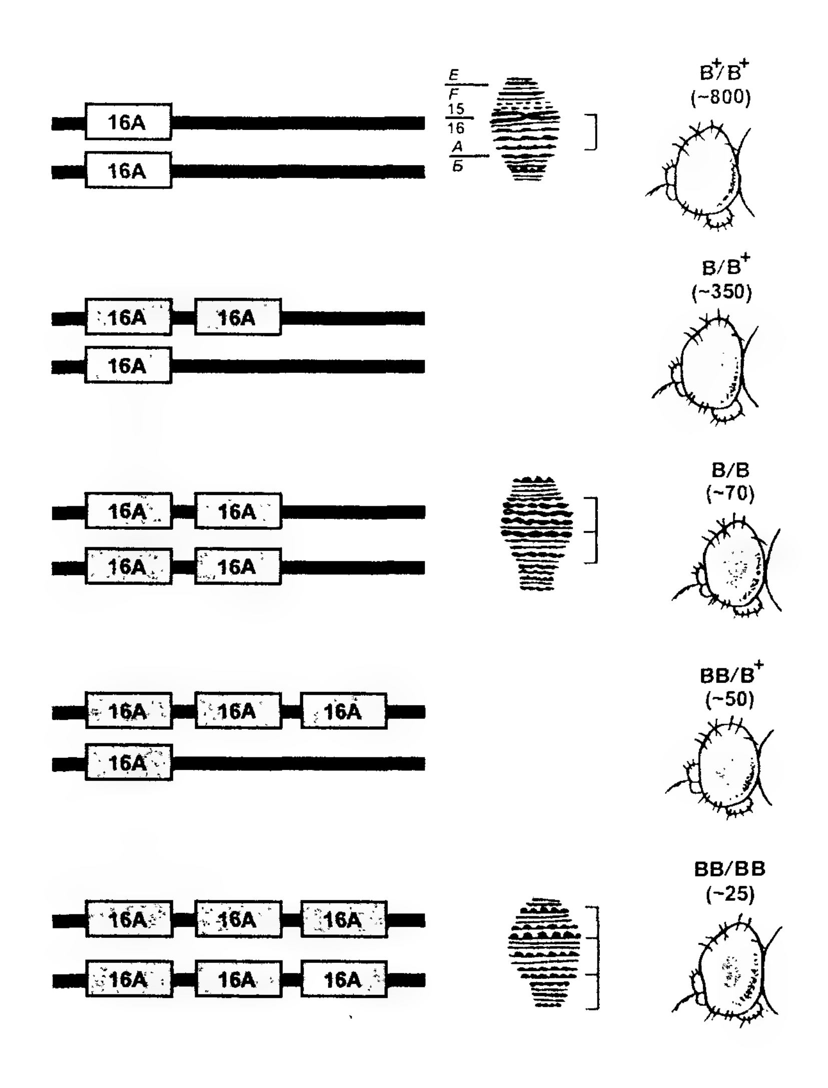


Рис. 288. *Фенотипические проявления одного и того же участка (16А) в Х-хромосоме дрозофилы – изменение признака Bar (по Ф. Айала с дополнениями С. Г. Инге-Вечтомова)*

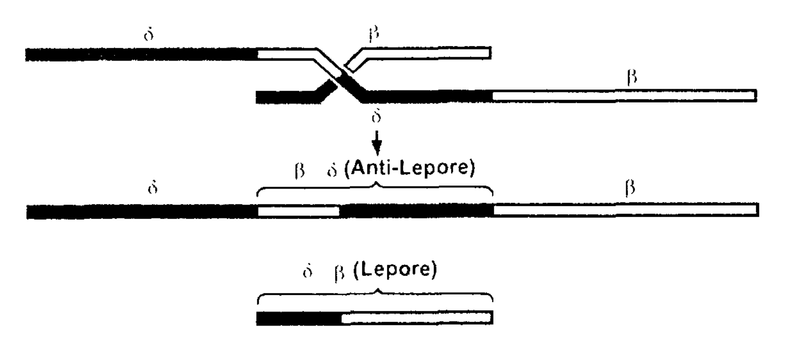


Рис. 289. *Возможный механизм возникновения гемоглобинов Lepore в результате неравного кроссинговера.*
У гемоглобинов Lepore N-конец такой же, как у δ-цепи, а карбоксильный конец – такой же, как у β-цепи. Каждая из этих цепей состоит из 146 аминокислот, последовательность расположения которых очень близка. Гены, ответственные за синтез этих цепей, локализованы в хромосоме 11 поблизости друг от друга. Их сходство провоцирует неправильную конъюгацию, при которой β-ген одной хромосомы конъюгирует не с β-, а с δ-геном гомологичной хромосомы. В результате неравного кроссинговера образуется хромосома с делецией (Lepore) и хромосома с дупликацией (anti-Lepore). Гемоглобины anti-Lepore с β-аминным концом и δ-карбоксильным концом также обнаружены у человека (по Ф. Айала с изменениями)

Инверсии (*лат.* inversio – переворачивание, перестановка) представляют собой внутрихромосомные перестройки, в процессе которых происходит поворот участка хромосомы на 180° – ABCDEFGH → AB**CFED**GH (выделен инвертированный участок – см. рис. 284). В зависимости от того, захватывается ли область центромеры, инверсии подразделяются на *парацентрические* (*греч.* para – возле, при) (если центромера не включается в оборачиваемый участок хромосомы) и *перицентрические* (*греч.* peri – около) (если центромера также разворачивается). Такие перестройки, как правило, происходят в средней части хромосом и не захватывают область теломеры. Видимо, это связано с тем, что теломера препятствует слипанию хромосом, а срединные участки, разорвавшись, демонстрируют высокую способность слипаться концами.

Часто инверсии приводят к летальному исходу в рецессивном состоянии. Кроме того, эти мутации

подавляют кроссинговер у гетерозигот (точнее образовавшиеся в результате кроссинговера гетерозигот рекомбинации делают организм нежизнеспособным), что может указывать на наличие инверсий. *У гомозигот инверсии не препятствуют кроссинговеру.*

Цитологически инверсии обнаруживаются по наличию у гетерозигот характерных петель, которые возникают между гомологичными хромосомами (нормальной и измененной), в процессе конъюгации. В хромосоме может быть не одна, а две инверсии, перекрывающиеся полностью, частично или не перекрывающиеся вовсе (рис. 290). В случае одиночного кроссинговера при парацентрической инверсии образуется одна хроматида с двумя центромерами и одна без центромеры (рис. 291). Обе структуры утратятся в ходе анафазы, поэтому в результате мейоза образуются не четыре гаметы, а две гаметы. При перицентрической инверсии (также у гетерозигот) перенос центромер не происходит и расхождение хромосом во время анафазы не нарушается. Однако у части хромосом происходят делеции, что также уменьшает количество гамет с полным набором генов (рис. 292).

Межхромосомные перестройки представляют собой одно- или двустороннее перемещение участков с одной хромосомы на другую, а также взаимодействие негомологичных хромосом. Взаимный (или реципрокный) обмен фрагментами между негомологичными хромосомами называется *транслокациями* (рис. 293). Это явление впервые было обнаружено **Дж. Беллингом** (1915) в опытах на бархатных бобах. Позднее **К. Штерн** (1926) выявил перенос фрагмента Y-хромосомы на X-хромосому у дрозофил.

Схематично обмен генов при транслокации выглядит следующим образом: если одна хромосома имеет последовательность генов ABCDEFGH, а другая MNOPQR, то после реципрокного обмена последовательность генов в хромосомах будет **MNO**CDEFGH и AB**PQR** (выделены перемещенные гены). Приведенный случай демонстрирует обмен фрагментами одинаковой длины, однако

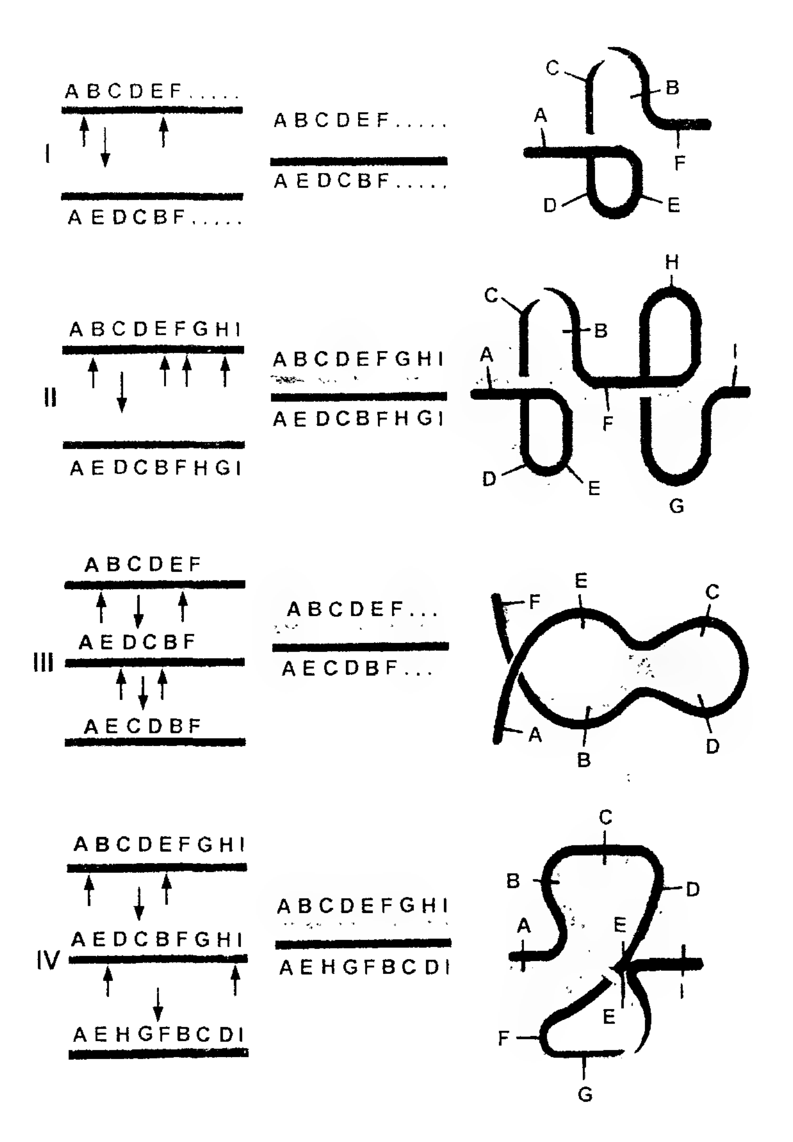


Рис. 290. *Характер конъюгации хромосом при гетерозиготности:*
I – по одной инверсии; II – по двум неперекрывающимся инверсиям; III – по одной инверсии в пределах другой; IV – по двум частично перекрывающимся инверсиям; короткие стрелки слева – точки разрывов при образовании инверсии (по Ф. Г. Добжанскому, с изменениями)

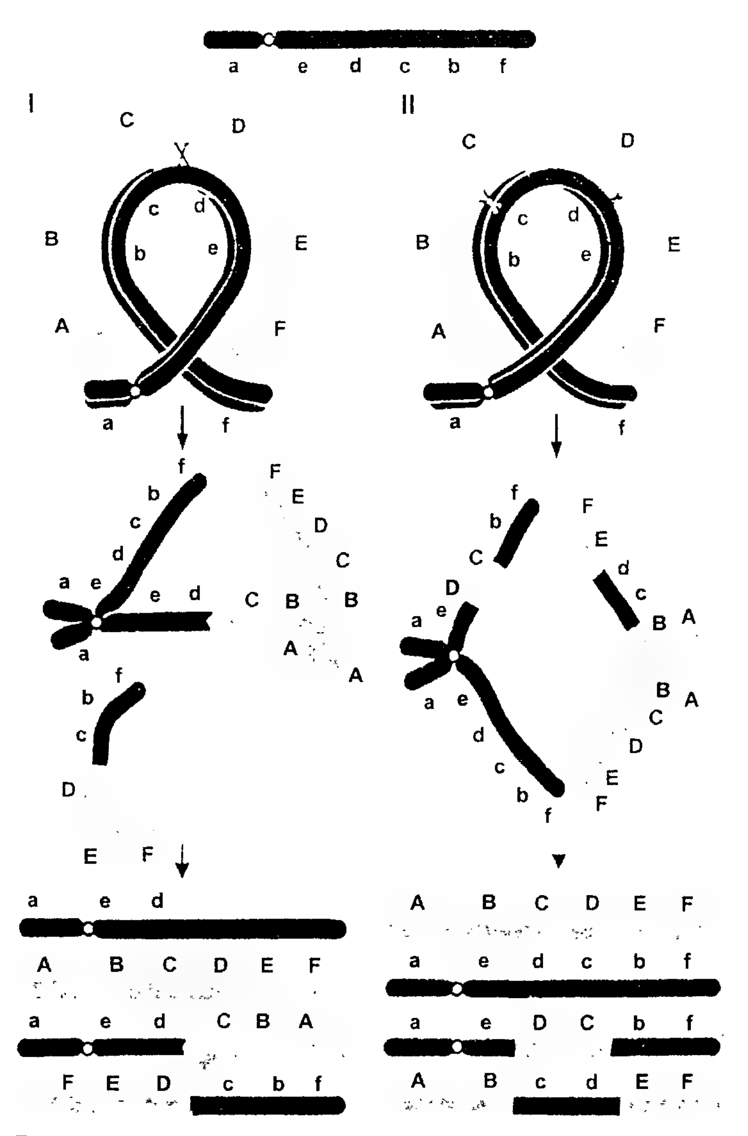


Рис. 291. *Конъюгация хромосом и последствия одиночного (I) и двойного (II) кроссинговера при гетерозиготности по парацентрической инверсии* *(по С. Г. Инге-Вечтомову)*

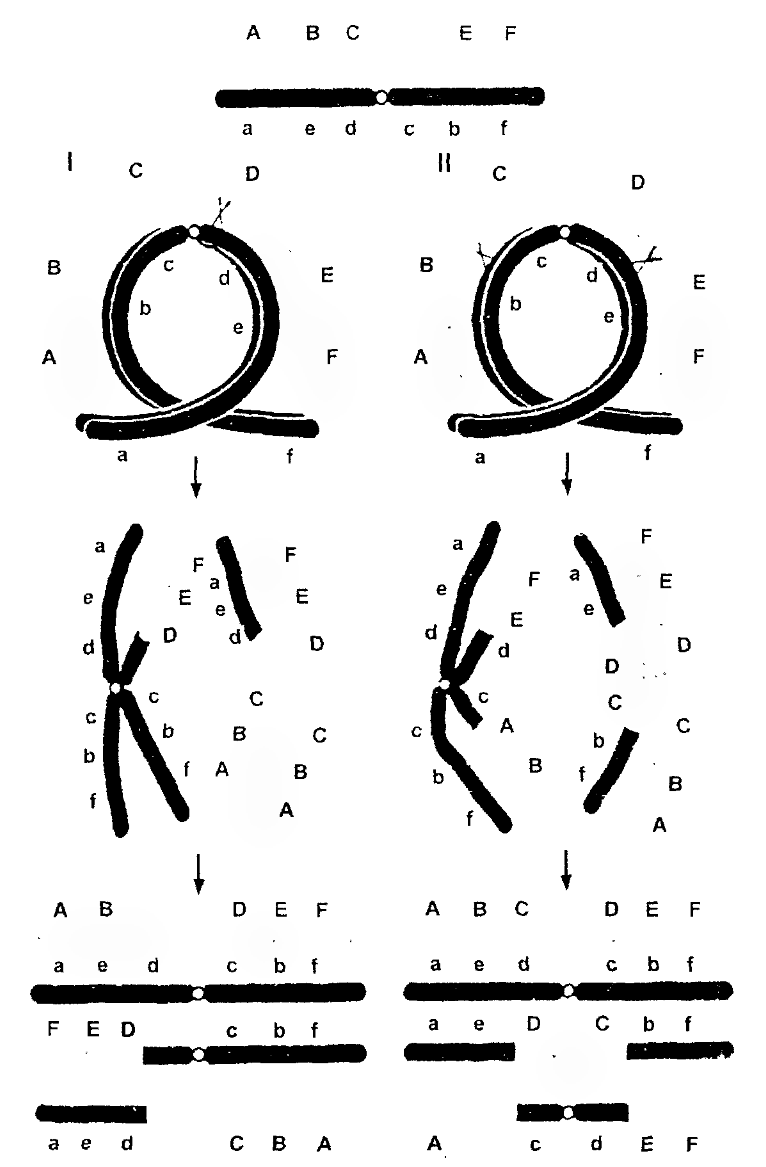


Рис. 292. *Конъюгация хромосом и последствия одиночного (I) и двойного (II) кроссинговера при гетерозиготности по перицентрической инверсии (по С. Г. Инге-Вечтомову)*

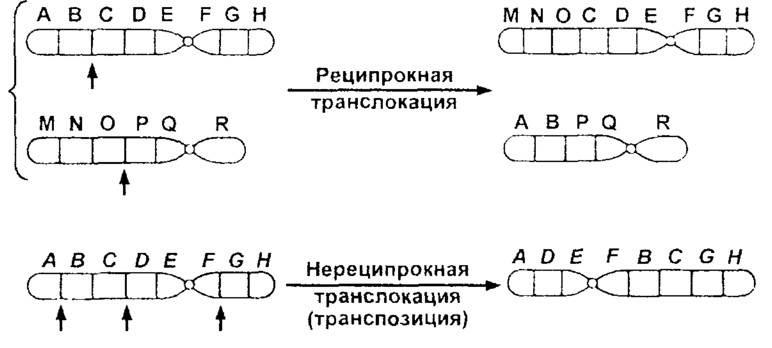


Рис. 293. *Различные типы транслокаций (по Ф. Айала и соавт., с изменениями)*

также может происходить перенос неравных по длине участков (один меньше, а другой больше). При некоторых транслокациях возможен перенос фрагмента, содержащий центромеру, тогда появляется хромосома с двумя центромерами, а также фрагменты без центромер, которые впоследствии утратятся в процессе деления клетки.

Следствием транслокаций является изменение групп сцепления генов, т.е. гены, ранее находившиеся в разных хромосомах и, соответственно, в разных группах сцепления, при транслокациях оказываются сцепленными. Это приводит к тому, что гены негомологичных хромосом наследуются сцеплено. При этом жизнеспособными оказываются лишь те гаметы животных и споры растений, которые несут родительские сочетания хромосом. Нарушение групп сцепления делает возможным обнаружение этих мутаций генетическими методами.

Напоминаем, что в стадии зигонемы профазы первого деления мейоза гомологичные хромосомы (каждая из которых состоит из двух сестринских хроматид) притягиваются друг к другу и, конъюгируя, образуют бивалент посредством синаптонемального комплекса (подробно об этом рассказывается в разделе, посвященном мейозу). При этом важно помнить, что участки

гомологичных хромосом, несущие аллели одинаковых генов, в биваленте располагаются один напротив другого, именно они и притягиваются друг к другу. Если произошла транслокация, то конъюгация хромосом происходит иначе. Все дело в том, что в результате взаимного обмена участками между негомологичными хромосомами у гетерозигот по транслокации притягиваются не только две гомологичные хромосомы, но также две другие, с одной из которых произошел обмен. Это происходит из-за того, что гомологичные участки в изменившихся группах сцепления оказываются во всех четырех хромосомах и они, как им и положено, взаимно притягиваются. Таким образом, по гомологичным участкам у гетерозигот по транслокациям конъюгируют не две, а четыре хромосомы (рис. 294). В результате этого образуются не биваленты (состоящие из двух d-хромосом), а квадриленты (состоящие из четырех d-хромосом). При этом конъюгирующие хромосомы образуют характерную фигуру в виде креста, которую можно визуально наблюдать в световом микроскопе. Транслокации подавляют кроссинговер.

В отличие от кроссинговера, когда обмениваются гомологичными участками гомологичные хромосомы, транслокации приводят к образованию хромосом с нарушенными (измененными) последовательностями не аллелей, а отдельных генов. В результате расхождения таких хромосом из шести возможных сочетаний четыре гаметы оказываются с нарушенными хромосомами (делециями или дупликациями) и лишь две из них с полноценными. Этим объясняется тот факт, что гетерозиготы по транслокациям часто бывают стерильными – большинство продуцируемых ими гамет дефектны.

Транспозиции представляют собой перемещение участка в пределах одной хромосомы, что приводит к изменению последовательности генов в группе сцепления, либо односторонний перенос этого участка в другую хромосому. Такие переносы осуществляются с участием подвижных генетических элементов, которые

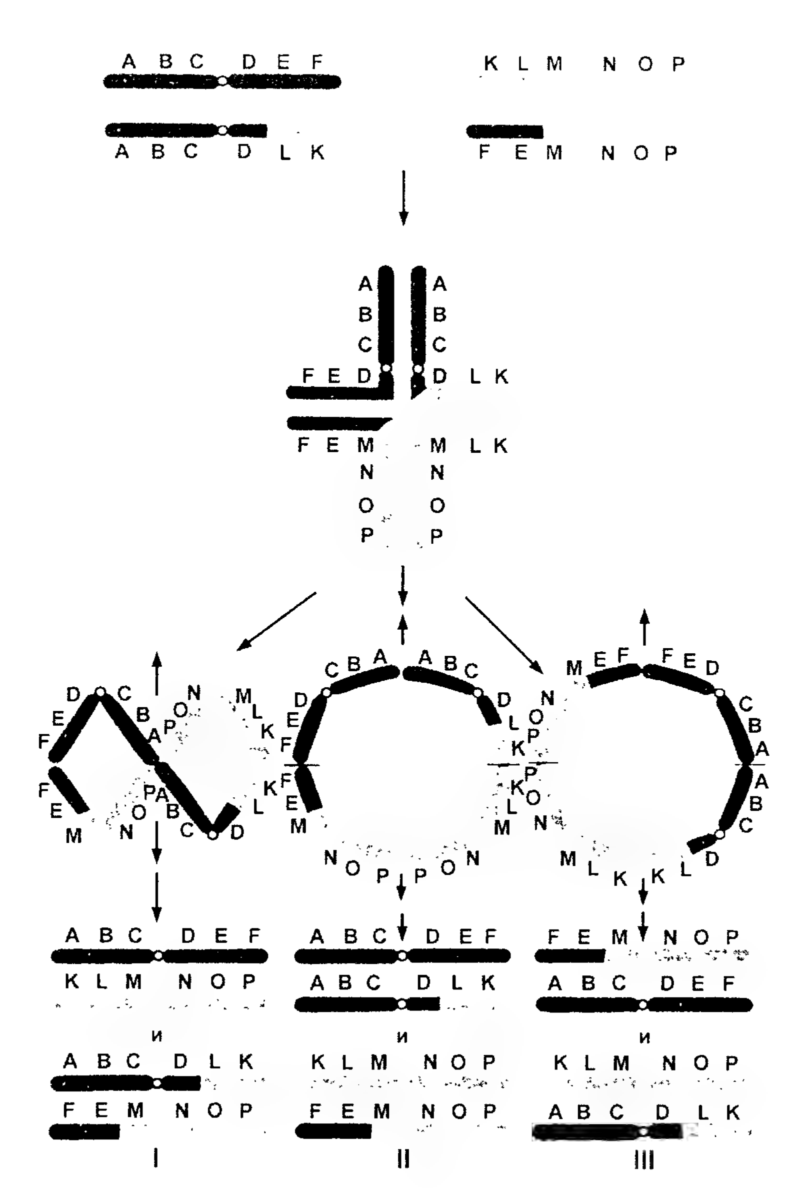


Рис. 294. *Мейоз у гетерозиготы по реципрокной транслокации. Полноценны только два типа продуктов мейоза* (I); *четыре типа гаплоидных продуктов (II) и (III) несут делеции и дупликации (по С. Г. Инге-Вечтомову, с изменениями)*

имеются как у прокариот, так и у эукариот. Открытие подвижных генетических элементов принадлежит **Б. Мак-Клинтоку** (1947), который изучал хромосомные разрывы у кукурузы.

Робертсоновские перестройки представляют собой слияние двух негомологичных хромосом, в результате чего образуется одна более крупная хромосома. Эти преобразования названы по имени **У. В. Робертсона**, объяснившего уменьшение числа хромосом возможным их слиянием. Полагают, что противоположный процесс – разделение хромосомы на две – встречается значительно реже.

Геномные мутации

Геномные мутации характеризуются изменением числа хромосом, которые могут быть *некратными* или *кратными*.

НЕКРАТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЧИСЛА ХРОМОСОМ

Некратное изменение числа хромосом в диплоидном наборе называется *гетероплоидией*, или *анэуплоидией*. Это может сопровождаться отсутствием одной из хромосом – *моносомия* по данной паре хромосом или всей пары гомологичных хромосом – *нуллисомия*. Наличие одной или нескольких лишних хромосом называется *полисомией*, которую, в свою очередь, подразделяют на *трисомию*, если одна хромосома лишняя, *тетрасомию* – при наличии двух лишних хромосом и т.д. Название в данном случае определяется количеством гомологичных хромосом, например, если к двум имеющимся добавляется одна лишняя, то это трисомия, если лишних две, то всего таких гомологичных хромосом четыре и нарушение называется тетрасомией и т.д. Все эти изменения отражаются и на фенотипе, так как сопровождаются либо недостатком, либо, соответственно, избытком генов. Причиной возникновения *гетероплоидии* является нарушение расхождения

хромосом в процессе мейоза. Если гомологичные хромосомы или хроматиды не разошлись, то в одну из гамет попадут сразу две хромосомы, а в другую ни одной. Соответственно, при участии таких гамет в оплодотворении образуется зигота с измененным числом хромосом. Явление гетероплоидии впервые было обнаружено **К. Бриджесом** в опытах по изучению наследования сцепленных с полом признаков у дрозофилы.

Гетероплоидия возможна как у аутосом, так и у половых хромосом. Очень часто она сопровождается серьезными заболеваниями и даже может служить причиной летального исхода. В частности, моносомия (отсутствие одной из гомологичных хромосом) у спорофитов растений обычно летальна. У дрозофил моносомия по четвертой хромосоме приводит к появлению более мелких и менее фертильных мух. Однако моносомия по второй или третьей хромосомам у тех же мух вызывает летальный исход, что указывает на неравноценность расположенных в этих хромосомах генов. Воздействие полисомии на споры растений неодинаково. Так, в микроспорах гаметофит не развивается, а в мегаспорах лишняя хромосома не оказывает влияния на развитие женского гаметофита.

Неправильное расхождение хромосом возможно не только в процессе мейоза, но также и митоза (рис. 295). Дальнейшее деление таких клеток приводит к увеличению их числа. Результатом этого будет многоклеточный организм, часть клеток которого будет иметь измененное число хромосом и проявлять различные свойства. Нахождение в организме клеток одного типа с различными свойствами называется *мозаицизмом* (рис. 296). Относительная доля измененных клеток зависит от того, на какой стадии дробления произошло неправильное расхождение хромосом – чем это произошло раньше, тем больше будет измененных клеток в развивающемся организме. Тогда, как в случаях нарушения расхождения хромосом при мейозе, образуются гаметы, последующее участие которых в оплодотворении приведет к образованию организма, все клетки которого будут изменены.

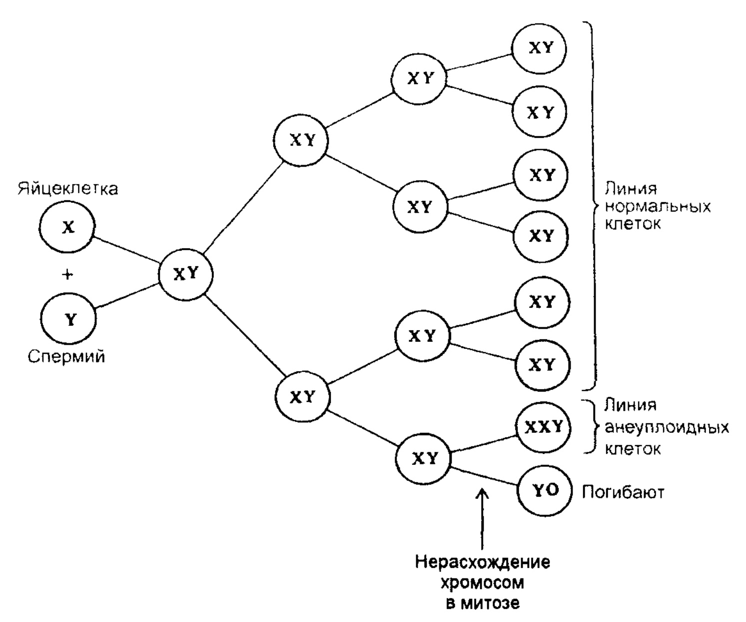


Рис. 295. *Мозаицизм XY/XXY как следствие нерасхождения хромосом в митозе*
(по Ф. Айала и соавт.)

КРАТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ НАБОРОВ ХРОМОСОМ

Изменения числа наборов хромосом выражаются в *гаплоидии* и *полиплоидии*. При **гаплоидии** все хромосомы в кариотипе представлены в единственном числе. Напомним, что у диплоидных организмов каждая хромосома имеет гомологичную пару с теми же генами, но, возможно, с другими аллелями этих генов. Следует указать, что изменение числа наборов хромосом далеко не всегда говорит о мутации. Многие исследователи вообще не считают мутациями хромосомные изменения. Например, у высших растений в обязательном порядке происходит закономерное чередование гаплоидного поколения (гаметофит) и диплоидного (спорофит, подробнее об этом говорится в разделе, посвященном высшим растениям). Известны гаплоидные формы у грибов и водорослей. У многих простейших

Рис. 296. *Мозаицизм женского организма по наличию или отсутствию нормальных потовых желез в коже, обусловленный экспрессией нормального или мутантного аллелей гена Х-хромосомы.*
Затемнены участки кожи, лишенные потовых желез, в клетках которых экспрессируется мутантный аллель

(жгутиконосцы, споровики) первое деление зиготы представляет собой мейоз, в результате которого образуются гаплоидные клетки. Даже среди высокоорганизованных многоклеточных организмов могут иметься особи с гаплоидным набором хромосом (самцы перепончатокрылых – пчел, муравьев и др.). Наконец гаплоидные клетки (гаметы) образуются у всех организмов, размножающихся половым путем.

Наряду с этим гаплоидия также может быть аномалией организации генетического материала. В подавляющем большинстве таких случаев гаплоидными становятся растения, находящиеся на стадии спорофита (напоминаем, что спорофит представляет собой диплоидное поколение у высших растений, размножающееся бесполым путем посредством спор), и гораздо реже многоклеточные животные. Обнаружив гаплоидное состояние спорофита дурмана в 1921 г., ученые позже выявили гаплоиды у ряда других высших растений – кукурузы, пшеницы, табака, льна, томата и др. Фенотипически гаплоидные организмы отличаются меньшими размерами (в том числе и на уровне отдельных клеток), малой жизнеспособностью перекрестноопыляемых форм (самоопыляемые формы более жизнеспособны, правда за счет вегетативного размножения). Кроме того, гаплоидное состояние делает невозможным нормальное течение мейоза в процессе образования репродуктивных клеток, из-за чего гаплоиды обычно стерильны.

Индуцированное получение гаплоидных организмов имеет прикладное значение, поскольку в гаплоидных клетках легче дифференцировать полезные и вредные мутации. А дальнейший перевод гаплоидов в диплоиды позволяет получать растения с нужными качествами. Для получения индуцированных гаплоидных организмов используют различные методы: искусственное опыление пыльцой с ядрами, предварительно убитыми проникающей радиацией или пыльцой другого вида; задержкой опыления (для стимуляции деления неоплодотворенной яйцеклетки). Изредка в семенах растений развивается два зародыша (по аналогии с животными их называют близнецами), один из которых является нормальным диплоидным, а второй – гаплоидным.

Полиплоидия приводит к кратному увеличению числа наборов хромосом (рис. 297). Полиплоидными считаются организмы, имеющие более двух наборов хромосом. При этом различают *сбалансированные полиплоиды*, содержащие четное количество наборов – 4n, 6n, 8n,10n и т.д., и *несбалансированные* с нечетным количеством наборов – 3n, 5n, 7n, 9n и т.д. При этом у несбалансированных полиплоидных организмов часто имеют место дефекты в процессе мейоза из-за невозможности правильной коньюгации нечетного количества хромосом и нарушений при их расхождении.

Как и гаплоидия, полиплоидия значительно более распространена у растений, особенно цветковых, где их доля составляет почти половину (большинство культурных растений полиплоидны). Для голосеменных растений полиплоидия нехарактерна.

Макронуклеусы гетероядерных простейших (инфузорий) высокополиплоидны. У многоклеточных животных полиплоидия всего организма встречается лишь у некоторых гермафродитов (например, у земляных червей) и у форм, размножающихся партеногенетически

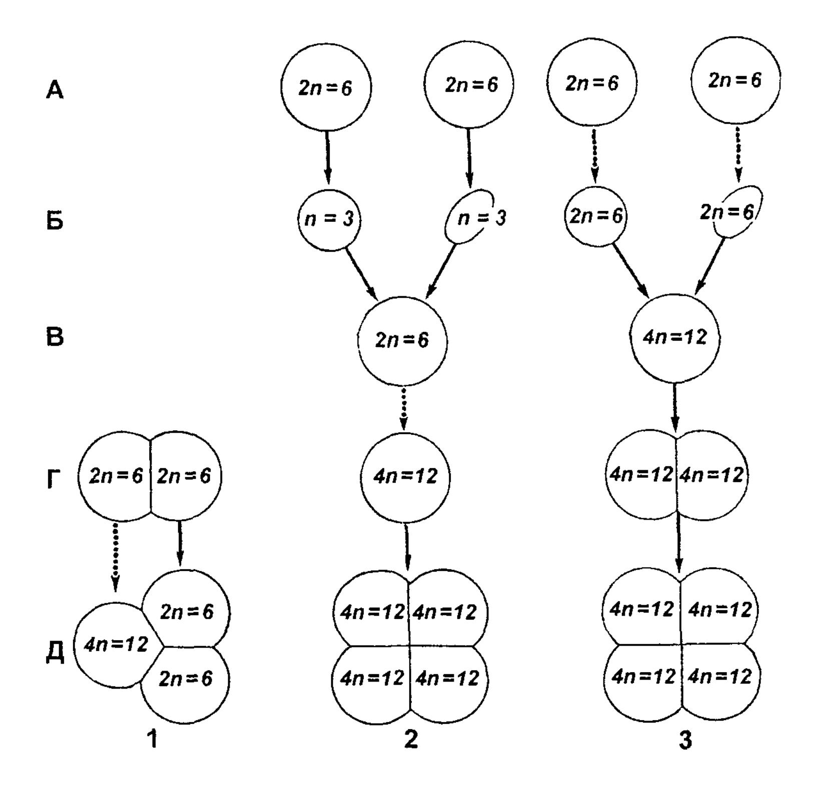


Рис. 297. *Схема митотической, зиготической и мейотической полиплоидизации:*
А – исходные диплоидные клетки; Б – гаметы; В – зиготы; Г, Д – соматические клетки организма. Стадии, на которых возможно возникновение полиплоидии: 1 – митотическая полиплоидизация в результате удвоения числа хромосом соматической клетки без цитокинеза; 2 – зиготическая полиплоидизация в результате удвоения числа хромосом в зиготе без первого деления дробления; 3 – мейотическая полиплоидизация из-за отсутствия редукции при образовании гамет (по М. Е. Лобашеву)

(некоторые чешуекрылые, жесткокрылые, полужесткокрылые, ракообразные, рыбы и земноводные). Кроме того, у многих животных имеет место полиплоидия клеток отдельных органов (например, печени млекопитающих, слюнных желез и мальпигиевых сосудов некоторых насекомых), что получило название *эндополиплоидии*.

Установлено, что климат влияет на степень распространенности полиплоидных организмов – их становится больше по мере приближения к арктическим и антарктическим широтам, а также в условиях высокогорья.

Увеличение числа одинаковых геномов называется *автополиплоидией* (*греч.* autos – сам). Примером тому является многократное увеличение наборов хромосом в макронуклеусе инфузорий (более тысячи раз). Автополиплоидия может возникать спонтанно и искусственно. Спонтанная может происходить в случаях нарушений расхождения хромосом в процессе мейоза при спорогенезе. Образовавшиеся в результате этого не гаплоидные, а диплоидные споры впоследствии продуцируют также диплоидные гаметы. Если плоидность увеличивается в соматических клетках, то это приводит к появлению *мозаицизма*, когда в организме одновременно присутствуют и диплоидные и полиплоидные клетки. Причиной этому может быть репликация хромосом, которая не сопровождается последующим разделением клеток.

Индуцированное увеличение плоидности вызывает живой интерес селекционеров, поскольку позволяет получить высокопродуктивные растения. В отличие от гаплоидных (которые имеют меньшие размеры, нежели диплоиды), полиплоидные формы высших растений имеют большие размеры (рис. 298, 299, 300). Однако увеличение плоидности приводит к росту продуктивности лишь до определенных пределов, превышение которых может привести к обратному результату – появлению более слабых растений. Обычно для этого используют вещества, препятствующие расхождению d-хромосом, например колхицин, который способен связываться с тубулином и блокировать тем самым полимеризацию необходимых для образования веретена деления микротрубочек. Экспериментально можно добиться появления триплоидности у тритонов, если воздействовать на яйца аномально высокой или, наоборот, низкой температурой.

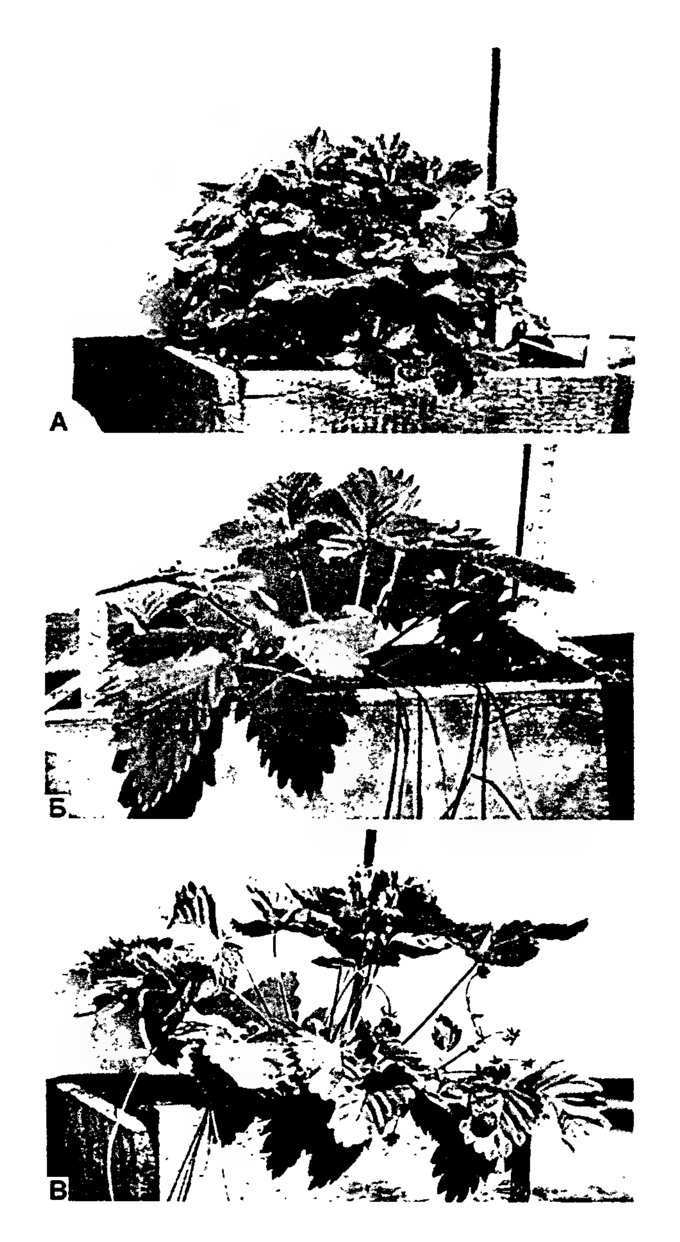


Рис. 298. *Диплоидная (А), триплоидная (Б) и тетраплоидная (В) формы земляники Fragaria vesca L*
(фото Н. М. Иркаевой)

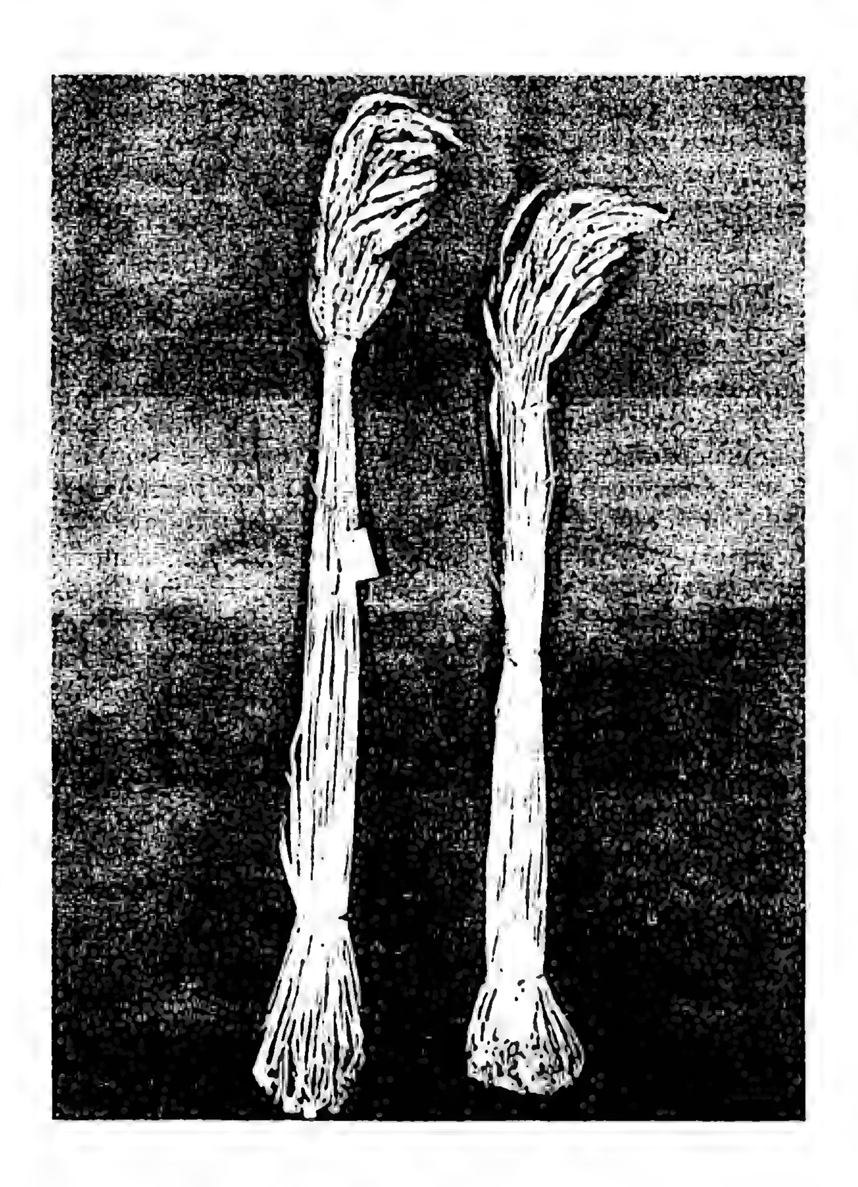


Рис. 299. *Более крупные снопы у тетраплоидной (справа) ржи по сравнению с диплоидной (слева)*
(по С. Г. Инге-Вечтомову)

А

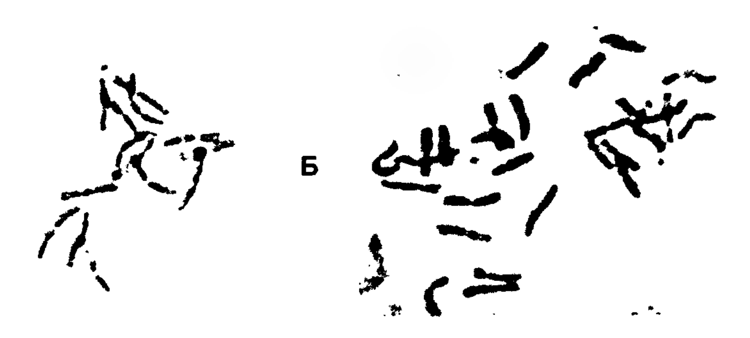


Рис. 300. *Полиплоидия у ржи:*
А – зерна; Б – метафазные пластинки диплоидной (слева) и тетраплоидной (справа) ржи (по С. Г. Инге-Вечтомову)

Наличие нескольких наборов хромосом вносит определенные изменения в процессе мейоза. Напомним, что обязательным этапом этого процесса является конъюгация гомологичных хромосом с образованием бивалентов (см. раздел, посвященный мейозу). Однако у полиплоидных организмов гомологичных хромосом не две, а больше (пропорционально кратности генома). В результате этого возникают не биваленты,

а, например, квадриленты (если геном тетраплоиден). У несбалансированных полиплоидных форм гораздо чаще проявляются нарушения мейоза, из-за чего они почти всегда оказываются стерильными. Это обстоятельство, безусловно, вредное для растения, может оказаться весьма полезным для потребительских нужд человека. В качестве примеров можно привести триплоидные бананы с плодами без семян или искусственно полученные триплоидные арбузы (также лишенные косточек).

В отличие от автополиплоидных организмов, у *аллополиплоидных* (*греч.* allos – другой) умножается геном не одного вида, а разных. Они возникают в результате гибридизации различных видов и родов – *отдаленной гибридизацией*. Полученные при этом гибриды с разными наборами хромосом называются *отдаленными гибридами*, а их полиплоидные формы, соответственно, являются аллополиплоидами. Полиплоидные отдаленные гибриды также могут быть бесплодными, но это случается реже, чем у автополиплоидных. В начале 20-х годов XX в. отечественный цитогенетик **Г.Д. Карпеченко** впервые получил плодовитый межродовой гибрид, скрещивая редьку (Raphanus sativus) с капустой (Brassica oleracea). Оба скрещиваемых растения имеют в диплоидном наборе по 18 хромосом (в гаплоидном, соответственно, по 9). Спорофитное поколение гибрида, названного рафанобрассикой (Raphanobrassica), имело в соматических клетках 36 хромосом, половина из которых редечные и половина капустные (рис. 301). Фенотип рафанобрассики совмещал признаки обоих родителей, но, к сожалению, в не приемлемом для сельского хозяйства сочетании, поскольку побег был близок к редьке, а корень – к капусте. Поэтому, несмотря на грандиозный научный успех, этот гибрид не имел потребительской ценности и не получил хозяйственного распространения.

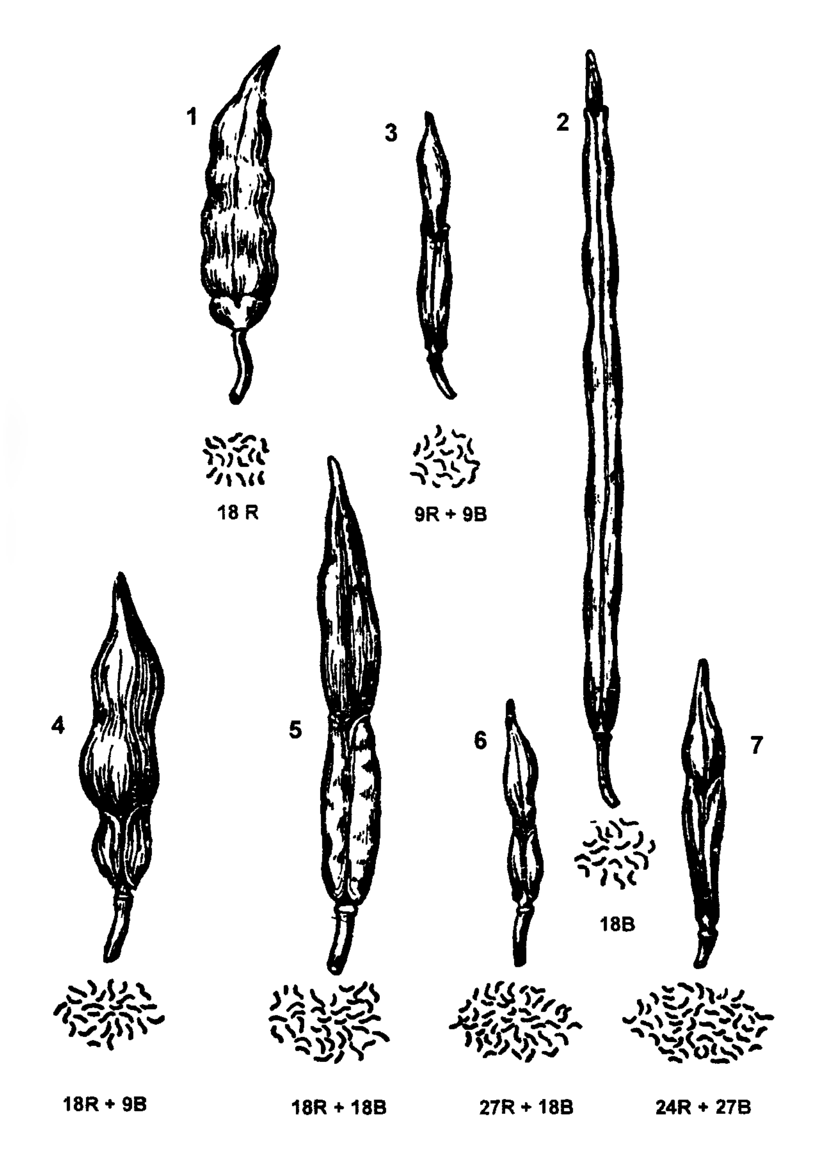


Рис. 301. *Плоды и хромосомные наборы Raphanus и Brassica и их гибридов:*
1 – редька (Raphanus); 2 – капуста (Brassica); 3 – гибрид F_1; 4 – гибридный триплоид; 5 – гибридный тетраплоид; 6 – гибридный пентаплоид; 7 – гибридный гипогексаплоид; R – редечные и B – капустные хромосомы (по М. Е. Лобашеву)

ХРОМОСОМНЫЕ БОЛЕЗНИ У ЧЕЛОВЕКА

У человека известно большое количество наследственных заболеваний. Многие из них вызваны изменением численности хромосом (как половых, так и аутосом). К сожалению, у новорожденных они встречаются очень часто. В частности, из каждых 1000 новорожденных (имеются в виду живые!) 3 – 4 имеют хромосомные нарушения. Причиной 35 – 40% случаев врожденных пороков развития «виноваты» именно такие мутации. К счастью, что далеко не все эмбрионы с хромосомными нарушениями благополучно рождаются – в среднем из-за них происходит 40% спонтанных абортов, а также 6% всех мертворожденных. Вызывает тревогу, что в последнее время, несмотря на достижения науки, доля детей с хромосомными аномалиями не только не уменьшается, а, наоборот, прогрессивно возрастает. Это связано с воздействием химических веществ, проникающей радиации, курением, алкоголизмом родителей и многими другими факторами.

Обычно проявившийся синдром называют по имени исследователя, который первым его описал. Для установления диагноза проводятся цитогенетические исследования (см. раздел, посвященный методам генетики человека). Ранее для этих целей служил материал, полученный посредством биопсии, однако в 1960 г. английский ученый **Ноуэл** предложил использовать препараты хромосом, выделенных из клеток периферической крови. Кровь для этого обычно берется из пальца или вены у взрослых, у детей до года из пятки, а у новорожденных из обрезанной пуповины. Кроме того, используются препараты, полученные из клеток красного костного мозга, кожи и других тканей.

Из синдромов, вызванных аномалиями аутосом, наиболее известен синдром **Дауна**, который назван по имени английского врача **Л. Дауна**, описавшего это заболевание в 1866 г. (сам Л. Даун назвал эту болезнь монголоизмом). Болезнь сопровождается умственной отсталостью, изменением строения лица (монголоидия), у 40% имеют место различные пороки сердца. Больные

редко живут более 20 лет и крайне редко имеют детей. Частота синдрома Дауна составляет примерно 1 на 500 – 700 новорожденных, однако носителей этой мутации в четыре раза больше, но они гибнут во внутриутробном периоде в результате спонтанных абортов. Причиной является трисомия по 21-й хромосоме, которая возникает при слиянии нормальной гаметы (с одной 21-й хромосомой) с гаметой, несущей две 21-е хромосомы (рис. 302, 303). Установлено, что дефектными гаметами чаще всего являются яйцеклетки (примерно 80% случаев). На появление детей с синдромом Дауна большое значение оказывает возраст роженицы (табл. 51). Так,



Рис. 302. *Синдром трисомии 21 (синдром Дауна). Внешний вид больного (из В. Н. Ярыгина)*

1 2 3 4 5 6
7 8 9 10 11 12
13 14 15 16 17
18 19 20 21 22 X Y

I

1 2 3 4 5 6
7 8 9 10 11 12
13 14 15 16 17 18
19 20 21 22 X Y

II

Рис. 303. *Кариотипы больного синдромом Дауна (I), при транслокационном синдроме Дауна (II)*

Таблица 51

Зависимость частоты рождения детей с синдромом Дауна от возраста матери*

(по Н.Д. Тарасенко и Г.И. Лушановой)

Возраст матери, лет	Сравнительная частота синдрома Дауна
15-19	1,0
20-24	1,3
25-29	1,3
30-34	3,6
35-39	11,0
40-44	41,3
45 и старше	104,0

* Всего изучено 545 случаев рождения детей с синдромом Дауна.

у 35 – 39-летних женщин дети с болезнью Дауна рождаются в 11 раз чаще, чем у 15 – 19-летних рожениц. А после 45 лет риск появления на свет больного младенца увеличивается в 104 раза! Более того, у женщин, рожающих в возрасте старше 40 лет, 25% младенцев несут трисомию по 21-й хромосоме. Возможным объяснением этого являются особенности гаметогенеза мужчин и женщин (подробно об этом говорится в разделе, посвященном гаметогенезу). Напомним, что мужской организм начинает продуцировать половые клетки после достижения половой зрелости и в дальнейшем этот процесс может длиться всю жизнь. У женщин все происходит по-другому. Еще во внутриутробном (на четвертом – шестом месяце) периоде образуются ооциты I, которые приступают к мейозу. Однако, в отличие от сперматогенеза, когда оба деления мейоза идут последовательно и в относительно короткое время, при оогенезе ооциты I на стадии профазы первого деления мейоза обратно деконденсируются и остаются в таком состоянии до овуляции. Таким образом, оогенез длится гораздо дольше, чем сперматогенез, причем продолжительность профазы первого деления может достигать нескольких десятков лет (начиная с внутриутробного периода до овуляции). Из этого следует, что яйцеклетка у 40-летней женщины находилась в этой стадии в два раза дольше, чем у 20-летней. Понятно,

что за эти годы вероятность появления хромосомных нарушений многократно возрастает и, как следствие этого, у более старших женщин значительно чаще рождаются дети с хромосомными аномалиями.

Вторым по частоте заболеванием, вызванным трисомией, является синдром **Патау** (1 : 5000 – 7000 новорожденных), описанный в 1960 г. Эта хромосомная аномалия вызывает расщепление губы («заячья губа») и нёба («волчья пасть») (рис. 304, 305), а также пороки развития головного мозга, глазных яблок и внутренних органов (особенно сердца, почек и половых органов), часто имеет место полидактилия (многопалость). Большинство больных детей (около 90%) погибает в течение первого года жизни. Причиной появления синдрома Патау обычно является нерасхождение 13-й хромосомы в процессе гаметогенеза одного из родителей, в результате участия такой гаметы в оплодотворении образуется зигота с тремя 13-ми хромосомами.

Синдром **Эдвардса** стоит на третьем месте среди аутосомных трисомий (около 1 на 7000 – 10 000 живых новорожденных), он представляет собой трисомию по 18-й хромосоме (рис. 306). Следствием этого заболевания являются нарушения в развитии практически всех систем органов. Как и в случае предыдущего синдрома, при синдроме Эдвардса 90% детей погибают в течение первого года жизни.

Кроме перечисленных трисомий, у человека обнаружены также трисомии по 8-й, 9-й и 22-й хромосомам. Все они также заканчиваются ранней смертью детей.

Известны также наследственные заболевания, связанные с моносомиями (частичное или полное отсутствие одной из хромосом). Из них наиболее известна, часто встречается и хорошо изучена частичная моносомия по 5-й хромосоме (отсутствует ее короткое плечо) (рис. 307). Для больных детей характерен плач очень высокого тона, в связи с чем этот синдром получил название «кошачий крик» (cri-du-chat). Болезнь впервые описана в 1963 г., и с тех пор зарегистрировано несколько сотен случаев (частота синдрома примерно 1 : 40 000 – 50 000).

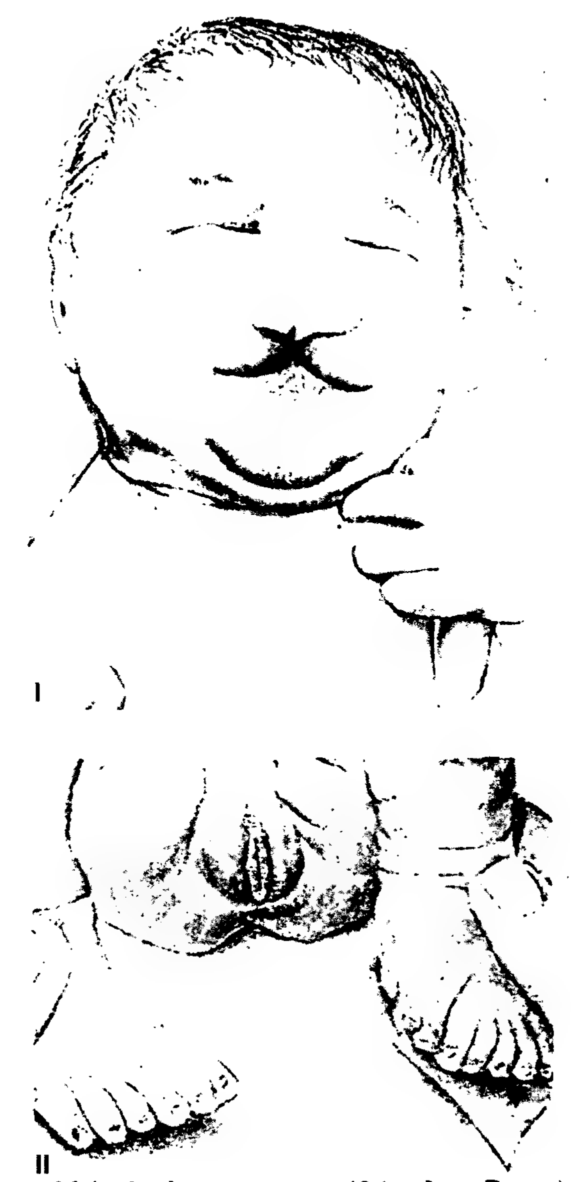


Рис. 304. *Синдром трисомии 13 (синдром Патау). Внешний вид больного ребенка:*
I – аномалии лица; II – двусторонняя полисиндактилия стоп (из В. Н. Ярыгина)

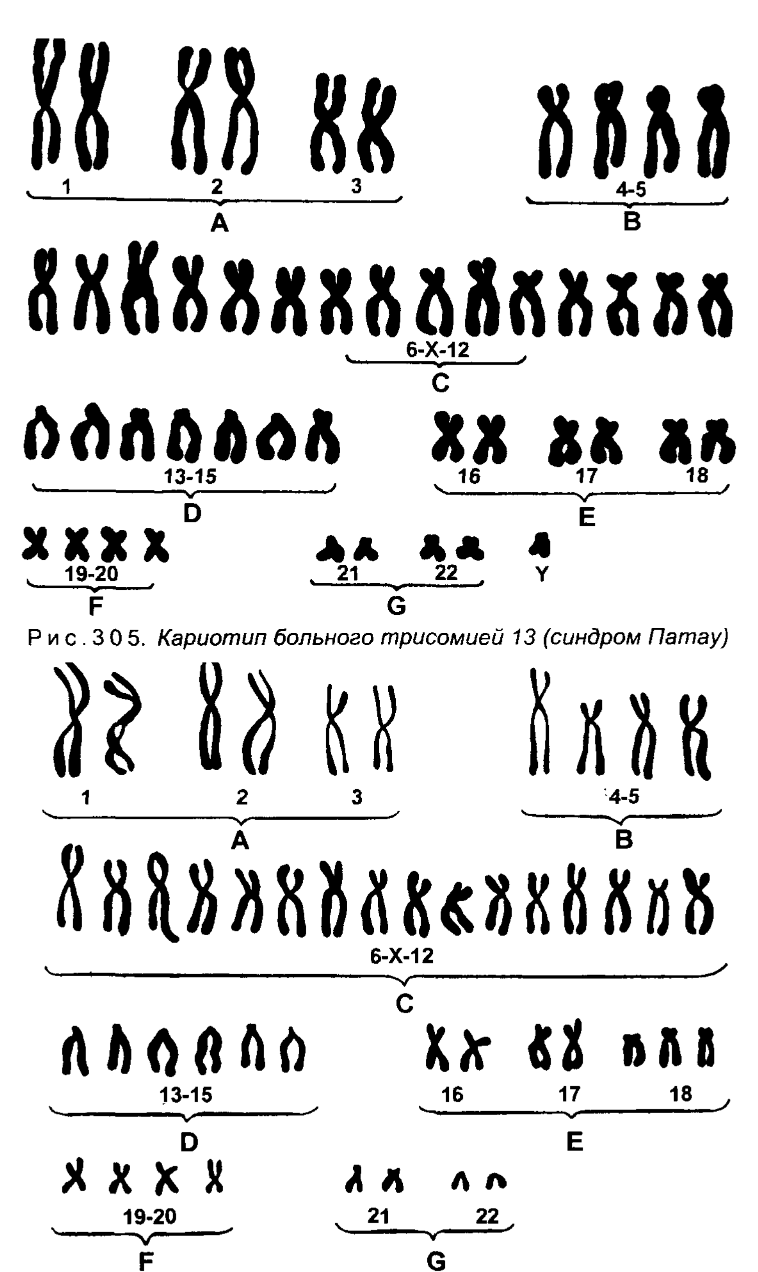


Рис. 305. *Кариотип больного трисомией 13 (синдром Патау)*

Рис. 306. *Кариотип больного трисомией 18 (синдром Эдвардса)*

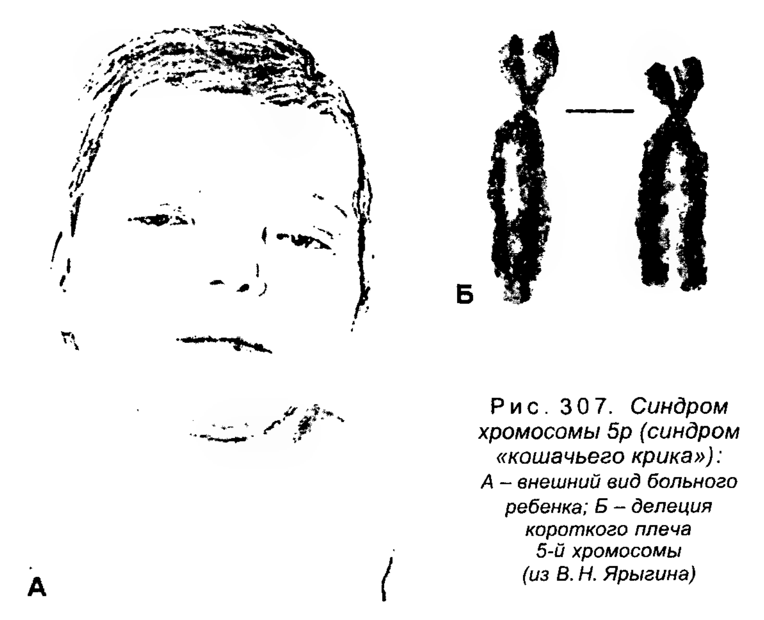


Рис. 307. *Синдром хромосомы 5р (синдром «кошачьего крика»):* *А – внешний вид больного ребенка; Б – делеция короткого плеча 5-й хромосомы (из В. Н. Ярыгина)*

НАРУШЕНИЯ ПОЛОВЫХ ХРОМОСОМ

Наряду с отклонениями в численности аутосом, у человека имеется множество заболеваний, вызванных нарушениями состава половых хромосом. Их также подразделяют на полисомии и моносомии. Полисомии по Х-хромосомам чаще всего бывают в виде трисомии (47, XXX) – в среднем 1 : 700, однако известны отдельные случаи содержания большего числа Х-хромосом – тетрасомии (48, XXXX) и даже пентасомии (49, XXXXX). Полисомии такого рода обычно проявляются умственной отсталостью, аномалиями развития скелета и половых органов. Однако фенотипическая диагностика женщин с трисомией по Х-хромосомам зачастую затруднена или вообще невозможна из-за невыраженности или даже полного отсутствия перечисленных симптомов. Увеличение числа Х-хромосом резко увеличивает степень проявления признаков заболевания, но все же на фоне пониженной репродуктивной способности известны случаи, когда даже женщины с тетрасомией по Х-хромосомам имели потомство.

Полисомии по половым хромосомам у мужчин имеют более сложные сочетания из-за наличия не только X-, но и Y-хромосом. Причем может увеличиваться количество как одних, так и других (либо и тех и других одновременно!). Наличие одной лишней Y-хромосомы (47, XYY) обычно не вызывает заметных фенотипических проявлений, разве что только несколько более высокий рост, слабые мышцы и импульсивное поведение (возможно, поэтому среди заключенных доля мужчин с таким генотипом составляет около 2%, тогда частота таких мутаций в среднем составляет 1 на 1000). Дисомия по Y-хромосоме не сказывается на репродуктивной функции. Значительно реже встречается кариотип 48, XYYY, у его носителей имеются выраженные половые и соматические нарушения.

Довольно часты мутации, связанные с увеличением числа X-хромосом при сохранении одной Y-хромосомы. Впервые такое нарушение описано в 1942 г. **Клайнфельтером**, и синдром назван именем открывшего его ученого. В настоящее время в синдром Клайнфельтера объединяют все полисомии по X-хромосомам при наличии одной Y-хромосомы, чаще всего имеется только одна лишняя X-хромосома. Так, в среднем один из пятисот мужчин имеет генотип 47, XXY (рис. 308, 309). Значительно реже встречаются генотипы с большим содержанием X-хромосом 48, XXXY; 49, XXXXY (описано более 100 случаев) и XXXXXY (единичные случаи). Присутствие дополнительных X-хромосом фенотипически начинает проявляться по мере наступления полового созревания. Это выражается в нарушении проявления первичных половых признаков (недоразвитые уменьшенные яички с дегенерированным сперматогенным эпителием), что, в свою очередь, является причиной недоразвитости вторичных половых признаков, иногда у больных отмечается и умственная отсталость. Из-за малого содержания сперматозоидов в эякуляте больные обычно бесплодны. Степень выраженности симптомов пропорциональна количеству лишних X-хромосом.

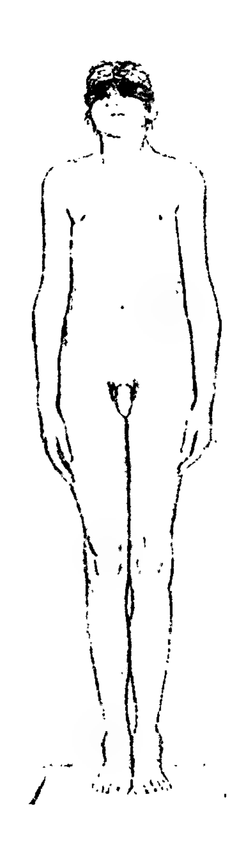


Рис. 308. *Синдром Клайнфельтера: внешний вид больного (характерен высокий рост, непропорционально длинные конечности) (из В. Н. Ярыгина)*

Очень редко (примерно 1 : 25 000) в генотипе одновременно присутствуют избыточные X- и Y-хромосомы (48, XXYY; 49, XXXYY). Фенотипически такие аномалии сопровождаются гипогонадизмом, слабоумием и агрессивностью (табл. 52).

Примером моносомии по половым хромосомам является синдром Шерешевского–Тернера. Впервые эту аномалию описал наш соотечественник **Н.А. Шерешевский** в 1925 г. Позднее (1938) ее независимо описал

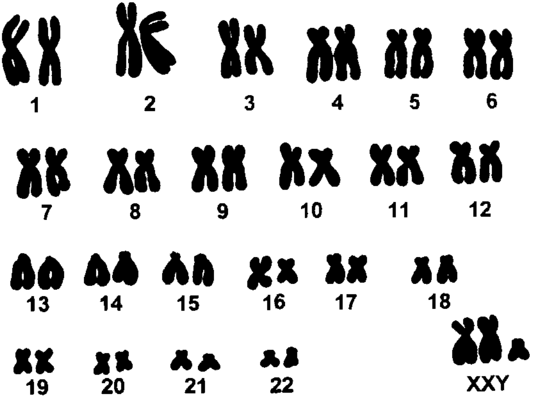


Рис. 309. *Кариотип синдрома Клайнфельтера*

Таблица 52

Заболевания, связанные с нарушением числа половых хромосом у человека

Норма и аномалия	Фенотип по полу	Комплекс половых хромосом
Нормальный мужчина	Мужской	XY
Нормальная женщина	Женский	XX
Синдром Шерешевского-Тернера	Женский	X0
Синдром Клайнфельтера	Мужской	XXY
Трисомия X	Женский	XXX
Трисомия XY	Мужской	XXXY
Тетрасомия X	Женский	XXXX
Тетрасомия XY	Мужской	XXXXY
Пентасомия XX	Женский	XXXXX
Пентасомия XY	Мужской	XXXXXY

Д. Тернер, поэтому синдром назван по именам их обоих. Больные имеют генотип 45, X0 и женский фенотип, поскольку отсутствует Y-хромосома, определяющая развитие половых органов по мужскому типу (рис. 310). Заболевание проявляется разнообразными нарушениями физического и иногда умственного развития (рис. 311). Диагноз ставится в тех случаях, когда одновременно имеются следующие признаки: гипогонадизм и недоразвитие половых признаков (как первичных, так и вторичных); врожденные соматические пороки развития; низкий рост (по Н. П. Бочкову и соавт., 1984). Частота появления детей с этим синдромом составляет 1 : 2500, однако среди спонтанных абортов доля выкидышей с моносомией по X-хромосоме гораздо выше.

Отдельно следует выделить заболевания, при которых сочетается нормальный генотип мужского пола (44, XY) и фенотип наружных женских половых органов или сбалансированный женский генотип (44, XX), при котором наружные половые органы мужского типа. В первом случае речь идет о *синдроме тестикулярной феминизации*, описанном в клинической медицине задолго до XX в. Тогда его чаще всего

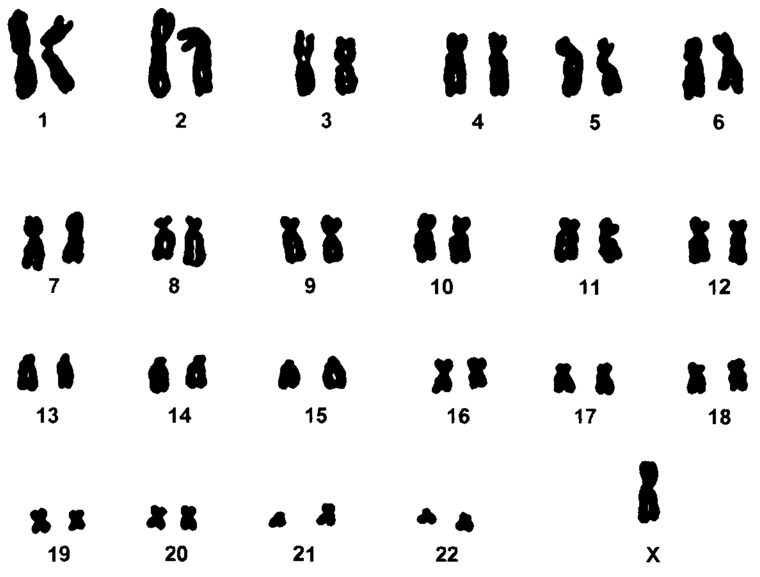
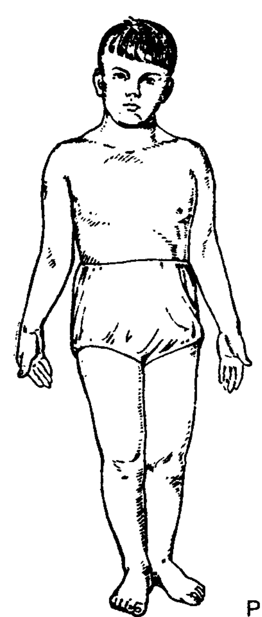


Рис. 310. *Кариотип больного синдромом моносомии X0 (синдром Шерешевского–Тернера)*



обнаруживали во время хирургических операций в брюшной полости. Причиной этого заболевания является дефект или полное отсутствие рецепторов к мужским половым гормонам (андрогенам) в клетках зачатка наружных половых органов.

Проблемы пола рассмотрены в разделах, посвященных биологической и психосоциальной сущности пола, а также половой системе. Напомним, что для развития мужских половых органов необходимо воздействие тестостерона на зародышевые структуры, без них

Рис. 311. *Моносомия X0 у девушки 18 лет*

формирование органов идет по женскому типу, для которых никакие гормоны не нужны.

Андрогены вырабатываются интерстициальными эндокриноцитами яичка (клетками Лейдига), расположенными в интерстиции (пространстве между семенными канальцами) яичка. Для того чтобы яички начали нормально развиваться, необходима деятельная активность гена SRY, локус которого находится в Y-хромосоме. Обычно в конце восьмой недели внутриутробного развития под контролем этого гена синтезируется белок, направляющий развитие семенных извитых канальцев яичка и клеток Лейдига. Однако, для того чтобы тестостерон смог оказать воздействие на зачаток наружных половых органов и направить их развитие по мужскому типу, необходимо наличие у клеток зачатка белка-рецептора к тестостерону. Этот белок синтезируется под контролем особого гена, локус которого находится в одной из аутосом. Если рецепторный белок имеется, то тестостерон воспринимается клетками зачатка и развиваются наружные мужские половые органы, если такой белок отсутствует – развиваются наружные женские половые органы.

При синдроме тестикулярной феминизации развиваются нормальные яички (поскольку имеется Y-хромосома и ген SRY нормально функционирует), которые продуцируют тестостерон, но не синтезируется белок-рецептор к тестостерону у клеток зачатка наружных половых органов. В результате эти клетки не способны воспринять тестостерон, и наружные половые органы развиваются по женскому типу (рис. 312). В результате рождается ребенок, который определяется как девочка и в дальнейшем воспитывается в духе соответствующих морально-этических норм.

Два таких случая описал один из авторов настоящего пособия (Г.Б.). Детям в возрасте 3 – 4 лет была сделана пластическая операция. В ходе последующих операций им были созданы члены, выведены яички, и они жили половой жизнью, их роль была мужской.

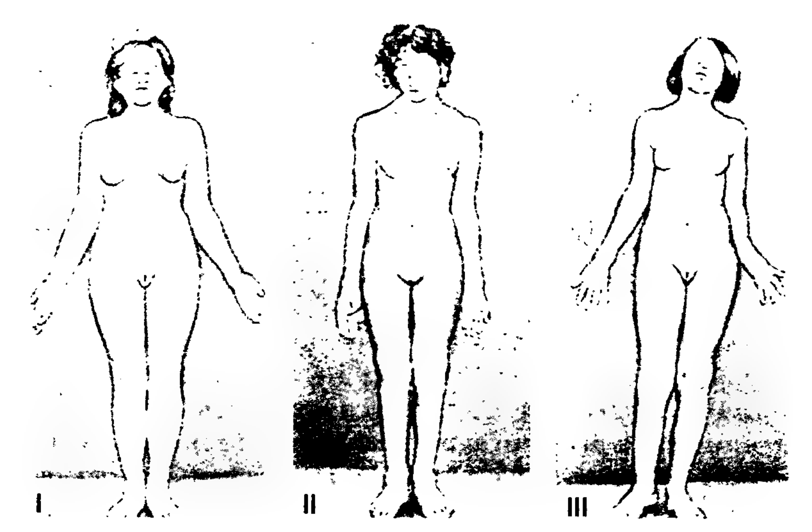


Рис. 312. *Тестикулярная феминизация (синдром Морриса): I – кариотип XY (удаление семенников в детском возрасте); II – евнухоидная форма, кариотип XY (отсутствие молочных желез, вторичного оволосения, естественного влагалища); III – кариотип XY (по В. Н. Ярыгину)*

Естественно, такие люди не могут иметь детей, а высокое содержание тестостерона (обладающего ко всему прочему сильнейшеми анаболическими свойствами) обеспечивает им большую физическую силу, сопоставимую с мужской. Именно это обстоятельство дает достаточное основание организаторам женских спортивных соревнований снимать с них обладательниц мужского генотипа.

Противоположное по своим признакам заболевание носит название *андрогенитального синдрома*. Оно также связано с нарушениями эмбрионального развития половых органов, только у носителей не мужского, а нормального женского генотипа (44, XX). Если надпочечники не синтезируют один из кортикостероидов (кортизол), в качестве ответной реакции аденогипофиз выделяет большое количество АКТГ, стимулирующего деятельность коркового вещества надпочечников (подробнее об этом сказано в разделе, посвященном эндокринному

аппарату). Под воздействием АКТГ надпочечники вырабатывают значительно большее количество кортикостероидов, в том числе и андрогенов, которые и определяют развитие наружных половых органов мужского типа. Поскольку у таких плодов отсутствует Y-хромосома, у них формируются нормальные яичники, а из мюллерова (парамезонефрального) протока образуются внутренние женские половые органы.

Мутагенез

В зависимости от природы происхождения все мутации делят на спонтанные и индуцированные. *Спонтанные мутации* возникают в естественных условиях обитания организма. Считается, что на их появление не оказывается никакого воздействия извне, они всегда неожиданны и непредсказуемы и действительные причины таких мутаций во многом остаются неизвестными. Характерной особенностью спонтанных мутаций является то, что они крайне редки, причем известную сложность представляет определение их частоты. Обычно для этого сравнивают частоту появления в популяции, обработанной каким-либо мутагеном, с контрольной популяцией, на которую не оказывалось внешнее воздействие. Оказалось, что у разных генов частота спонтанных мутаций неодинакова. Кроме того, обнаружены гены, способные оказывать воздействие на появление мутаций в других генах, их назвали *мутаторными*.

Индуцированные мутации возникают под воздействием внешних факторов. Такие факторы называются *мутагенными*, или *мутагенами*. В зависимости от природы их делят на физические, химические и биологические.

Физические мутагены составляют высокоэнергетичные частицы крайне малой величины, из-за чего они обладают высокой способностью глубоко проникать в ткани и вызывать молекулярные нарушения.

Следствием этого является появление в тканях заряженных частиц – ионов, обладающих высокой реакционной активностью и способных вызывать вторичные изменения генетического материала.

Особенно опасными являются свободные радикалы ОН и $НО_2^{3-}$, образующиеся из воды внутренней среды клетки. Наиболее известными физическими мутагенами являются ионизирующая радиация (α-, β-, γ-лучи, X-лучи – рентгеновские лучи, а также потоки протонов и нейтронов) и коротковолновые световые лучи с длиной волны менее 400 нм (ультрафиолетовые лучи). Наиболее активно действует ионизирующая радиация, обладающая гораздо более высокой проникающей способностью. В результате возникают генные и различные типы хромосомных мутаций. Похожее воздействие на генетический материал оказывает также облучение потоками нейтронов и протонов. Ультрафиолетовые лучи обладают меньшей энергией, поэтому они оказывают воздействие лишь на поверхностные ткани. При этом образуются димеры тимидина, которые впоследствии станут причиной нарушения нуклеотидной последовательности в процессе репликации ДНК.

Первые индуцированные мутации были получены в 1925 г. отечественными микробиологами **Г. А. Надсоном** и **Г. С. Филипповым** в результате экспериментального облучения дрожжей «лучами радия» (ионизирующей радиацией). Это привело к заметному увеличению наследственных форм микроорганизма. В 1927 г. американский генетик **Г. Меллер** вызвал разнообразные мутации у дрозофил, воздействуя на них рентгеновскими лучами, при этом частота мутаций возрастала в сотни раз. Установлено, что у человека удваивается частота мутаций при получении ионизирующей радиации в дозе 0,5 – 1,5 Гр (50 – 150 рад.).

К сожалению, техногенные катастрофы последних лет, а также нарушения правил техники безопасности при использовании радиоактивных веществ и ядерных

отходов в значительной степени увеличили риск радиационного облучения. В связи с этим вызывают интерес вещества, обладающие антимутагенной активностью, которые способны в значительной степени снижать вредное воздействие ионизирующей радиации. К таким веществам относятся *радиопротекторы*, главным образом содержащие серу аминокислоты – метионин, цистин, цистеин, а также ряд пуриновых и пиримидиновых производных (метилурацил, калия оротат, инозин, рибоксин). Физические мутагены широко используются селекционерами для индуцирования мутаций при выведении новых сортов растений. В качестве источника g-лучей в лабораторных условиях обычно используют радиоактивный кобальт (^{60}Co).

Химические мутагены по мнению **М. Е. Лобашева** (1934) должны обладать следующими свойствами: 1 – высокой проникающей способностью; 2 – свойством изменять коллоидное состояние хромосом и 3 – определенным действием на изменение гена или хромосомы. В зависимости от действия их подразделяют на две группы: мутагены, действующие только на реплицирующуюся ДНК (акридиновые красители и аналоги азотистых оснований), и мутагены, действующие как на реплицирующуюся, так и на покоящуюся ДНК (алкилирующие соединения – нитрозогуанидин, метилметансульфонат и этилметансульфонат).

Химические вещества, индуцирующие мутации, были обнаружены в 30-х годах XX в. в экспериментах с дрозофилой. В 1932 г. **В. В. Сахаров** инициировал появление летальных мутаций, вызванных изменениями в X-хромосоме, с помощью йода. Затем похожего эффекта добились **М. Е. Лобашев** и **Ф. А. Смирнов** (1934), используя аммиак. В дальнейшем **С. М. Гершензон** (1939) открыл мутагенное воздействие экзогенной ДНК, **И. А. Раппопорт** (1946) – этиленамина и формалина, английские ученые **Ш. Ауэрбах** и **Дж. Робсон** – азотистого иприта.

В последующие годы было обнаружено большое количество других химических мутагенов, а также вещества *антимутагены*, которые нейтрализуют или ослабляют воздействие мутагенов. Обычно антимутагены специфично действуют в отношении конкретного мутагена. Из наиболее известных можно назвать ненасыщенные жирные кислоты (особенно полиненасыщенные), тониновую кислоту, витамины, обладающие антиоксидантной активностью (витамины С, А, Е), катехин (содержащийся в чае, особенно зеленом, и кофе) и др.

Биологические мутагены – это, главным образом, вирусы, вызывающие наследственные изменения генетического материала у прокариот и эукариот. Мутагенные свойства вирусов обнаружил отечественный генетик **С. И. Алиханян** (1958) в результате исследования мутаций у актиномицетов. В дальнейшем выяснилось, что мутации могут вызывать даже те вирусы, которые не вызывают заболевания этого организма.

Кроме вирусов, мутации могут вызывать транспозируемые генетические элементы, а также микроорганизмы, выделяющие токсины (прежде всего плесневые грибы). Правда, в последнем случае имеет место не прямое воздействие биологического мутагена на генетический материал, а опосредованное – через выделяемые химические вещества.

Установлено, что эффект индивидуального действия отдельных мутагенов можно усилить, сочетая их с одновременным воздействием других факторов (табл. 53). Так, **К. В. Ватти** и **М. М. Тихомирова** дополнительно подвергали облученных рентгеновскими лучами дрозофил воздействию высокой температуры (+ 37° С) и обнаружили более высокую частоту мутаций по сравнению с вызываемыми только облучением. При этом сама по себе высокая температура не индуцирует мутации.

Таблица 53

Внешние факторы, изменяющие действие рентгеновских лучей на возникновение мутаций

Факторы, сочетающиеся с облучением	Частота летальных мутаций и хромосомных перестроек	
	увеличивается	уменьшается
Концентрация кислорода выше 20%	+	–
Концентрация кислорода менее 20%	–	+
Низкая температура	+	–
Атмосфера азота	–	+
Колхицин	+	–

Значение мутаций

Мутации, так же как и рекомбинации, дают новые состояния генотипов. Однако, в отличие от последних, мутации приводят к образованию новых аллелей и даже генов. Следовательно, они являются причиной любого качественного изменения генофонда, что, согласно теории эволюции, определяет микро- и макроэволюционные процессы. Для хозяйственной деятельности человека мутации (особенно индуцированные) важны в качестве метода, позволяющего получить разнообразие племенного материала с последующим отбором наиболее ценных форм.

➲ Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Чем наследственная изменчивость отличается от ненаследственной изменчивости?
2. Что такое рекон? Чему он соответствует?
3. Как осуществляется рекомбинация наследственного материала у эукариот? У прокариот?
4. Что собой представляет явление конъюгации? Как она осуществляется?
5. Что такое трансформация? Чем трансформация отличается от конъюгации?
6. Как осуществляется трансдукция? Ее типы?
7. Какое значение имеет рекомбинация генетического материала для организмов?

8. Какие типы наследственной изменчивости вы знаете?

9. Что такое комбинативная изменчивость? Как она проявляется?

10. Какие изменения наследственного материала называют мутациями?

11. Чем отличается мутационная изменчивость от комбинативной?

12. Кто открыл мутации?

13. Какие классификации мутаций вы знаете? На каких показателях основываются эти классификации?

14. В чем состоит сущность генных мутаций? Каким образом они выражаются? Чем транзиции отличаются от трансверсий?

15. Какие мутации называются хромосомными?

16. Назовите известные вам типы внутрихромосомных перестроек.

17. Что происходит при делеции, дупликации, инверсии?

18. В чем состоят межхромосомные перестройки?

19. К чему приводят транслокации, транспозиции, робертсоновские перестройки?

20. Какие мутации называются геномными?

21. Чем полиплоидия отличается от гетероплоидии?

22. Какие причины приводят к геномным мутациям?

23. Какие хромосомные болезни человека вы знаете? В чем заключаются причины их появления?

24. Расскажите о синдромах Дауна, Патау, Эдвардса.

25. Какие нарушения численности половых хромосом вы знаете?

26. Какие болезни связаны с нарушением числа половых хромосом?

27. Чем отличаются спонтанные мутации от индуцированных?

28. Какие факторы называют мутагенными?

29. Какие мутагены вы знаете? Какова природа мутагенов? Какими свойствами обладают мутагены?

30. Каково значение мутаций?

СОДЕРЖАНИЕ

Э

Г|

Учебное издание

Билич Габриэль Лазаревич
Крыжановский Валерий Анатольевич

БИОЛОГИЯ
Полный курс
Том 1
АНАТОМИЯ

Корректоры *Л.В.Хохлова, Ж.Ш.Арутюнова*
Компьютерная верстка *П.И.Куренкова*

ИД № 02795 от 11.09.2000 г.

Подписано в печать 16.07.2002. Формат 84x108 $^{1}/_{32}$. Гарнитура Школьная
Печать офсетная. Усл. печ. л. 45,36. Тираж 10 000 экз. Заказ № 4286.

ООО «Издательский дом «ОНИКС 21 век»
107066, Москва, ул. Доброслободская, 5а
Отдел реализации: тел. (095) 310-75-25, 150-52-11
Internet: www.onyx.ru; e-mail: mail@onyx.ru

Отпечатано с готовых диапозитивов издательства.
ОАО «Тверской полиграфический комбинат»
170024, г. Тверь , пр-т Ленина, 5.

БИОЛОГИЯ

ПОЛНЫЙ КУРС

1

